

UNIVERSITY OF HAWAII LIBRARY

# **ZEITSCHRIFT**

## **FÜR INDUKTIVE ABSTAMMUNGS- UND**

# **VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN UND GELEITET

VON

**H. BAUER · A. KÜHN · G. MELCHERS**  
**F. OEHLKERS · K. PÄTAU · H. STUBBE**

**83. BAND 1. HEFT**

MIT 57 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 26. JULI 1949)



BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG  
**SPRINGER-VERLAG**

1949

Preis DMark 23.60

CAL

301

Ver-  
erbungslehre

3



Die „**Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre**“ erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos in einzeln berechneten Heften. Der Band umfaßt etwa 40—50 Druckbogen.

Manuskripte sind *unter Berücksichtigung der besonderen Arbeitsrichtung* an einen der nachstehenden Herausgeber zu senden:

*Dr. Hans Bauer, (23) Wilhelmshaven, Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Banter Seedeich,*

*Professor Dr. Alfred Kühn, (14b) Hechingen, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie oder Tübingen, Zoologisches Institut, Hölderlinstraße 12,*

*Professor Dr. Georg Melchers, (14b) Tübingen, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Wilhelmstraße 5,*

*Professor Dr. Friedrich Oehlkers, (17b) Freiburg i. Br., Botanisches Institut, Schänzlestraße 9-11,*

*Professor Dr. Klaus Patau, Department of Botany, Biology Building, University of Wisconsin, Madison 6 Wis. USA.,*

*Professor Dr. Hans Stubbe, (19b) Gatersleben (Bezirk Dessau), Institut für Kulturpflanzenforschung.*

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig innerhalb dieses Zeitraumes zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Von jeder Arbeit werden 75 Sonderabdrucke unentgeltlich geliefert.

Dissertationen und Habilitationsschriften werden als solche nicht in die Zeitschrift aufgenommen. Ist eine in die Zeitschrift aufgenommene Arbeit als Dissertation oder Habilitationsschrift von einer Fakultät angenommen, darf dies durch eine Fußnote vermerkt werden. Mit allen für eine Dissertations- oder Habilitationsschrift notwendigen Sonderausstattungen (besonderer Titel, Lebenslauf usw.) befaßt sich der Verlag grundsätzlich nicht, er stellt jedoch den Doktoranden bzw. Dozenten den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertations- bzw. Habilitationsexemplare.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen von DMark 20.— für den 16seitigen Druckbogen.

Alle Korrekturen sind an

*Professor Dr. Georg Melchers, (14b) Tübingen, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Wilhelmstraße 5,*

alle die Zeitschrift betreffenden geschäftlichen Mitteilungen an den  
*Springer-Verlag, (17a) Heidelberg, Neuenheimer Landstraße 24*  
zu senden.

**Die geschäftsführenden Herausgeber:**

*G. Melchers für die Westzonen*

*H. Stubbe für die Ostzone*

**Springer-Verlag.**

**Heidelberg**

**Berlin-Charlottenburg 2**



Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.

## DIE 15-CHROMOSOMIGEN MUTANTEN DER OENOTHERA LAMARCKIANA UND IHRER VERWANDTEN.

Von

O. RENNER.

Mit 9 Textabbildungen.

(Eingegangen am 6. September 1948.)

### Einleitung.

Daß bei einer Pflanze mit der haploiden Chromosomenzahl  $n$  nicht nur  $n$  verschiedene Mutanten mit einem überzähligen Chromosom möglich sind, sondern neben den „primären trisomischen“ noch zahlreiche „sekundäre“ und „tertiäre“ Typen, in denen die überzähligen Chromosomen irgendwie aus Bruchstücken der Standardchromosomen zusammengesetzt, durch Translokation entstanden sind, haben BELLING und BLAKESLEE am Stechapfel (*Datura*,  $n = 12$ ) entdeckt und zu vollendeter Klarheit gebracht (vgl. z. B. BLAKESLEE 1934). Bei *Oenothera lamarckiana* (mit den Komplexen *gaudens* und *velans*) ist ein einziges Chromosom im diploiden Satz zweimal in identischer Form vorhanden, die übrigen 12 Chromosomen ordnen sich in der Diakinese der Reduktionsteilung zu einem Ring statt zu 6 Paaren und geben damit zu erkennen, daß die beiden antagonistischen Sextette wohl homologe Chromosomenhälften, aber keine ganzen homologen Chromosomen besitzen; daß die Chromosomen des einen Sextetts gegenüber denen des anderen reihum transloziert sind. Bei anderen komplexheterozygotischen Oenotheren haben die antagonistischen Komplexe kein einziges Chromosom mehr gemeinsam und schließen alle 14 Chromosomen zu einem einzigen Ring zusammen. Die in Europa weithin eingebürgerte *Oe. biennis* (*albicans* · *rubens*) nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als sie 2 Ringe bildet, einen von 6 und einen von 8 Gliedern. Als Standardgenom ist das der homozygotischen *Oe. Hookeri* festgesetzt worden, mit den Chromosomen  $1 \cdot 2, 3 \cdot 4, 5 \cdot 6, 7 \cdot 8, 9 \cdot 10, 11 \cdot 12, 13 \cdot 14$ . Aus den Hälften 1—14 irgendwie anders zusammengesetzte Chromosomen gelten als transloziert. Das Verständnis dieser Verhältnisse ruht ganz und gar auf der Einsicht, die die amerikanischen Autoren vom Wesen der „tertiären“ Trisomischen bei *Datura* gewonnen haben.

Die Chromosomenringe der Oenotheren bilden in der ersten Anaphase der Reduktionsteilung meistens regelmäßige Zickzackfiguren, und dann gehen benachbarte Chromosomen gesetzmäßig zu verschiedenen Polen, so daß die Septette der Dyadenkerne jeweils einen Komplex rein und unvermischt darstellen. Störungen dieser Zickzackanordnung sind aber nicht selten zu beobachten (vgl. z. B. CLELAND und OEHLKERS 1930), und aus dem Charakter dieser Störungen haben HÅKANSSON (1928), CATCHESIDE (1934, 1936), EMERSON (1936) abgelesen, welche Typen von Trisomischen ohne neue Translokation bei *Oe. lamarckiana* zu erwarten sind. FORD hat diese Überlegungen auf die Formen mit einem 14er-Ring und auf *Oe. biennis* (mit 2 Ringen) übertragen.

Theoretisch ist das Problem der strukturell möglichen 15-chromosomigen Mutanten von *Oenothera* durch diese Arbeiten völlig geklärt, aber die Identifizierung der wirklich beobachteten Trisomischen im Rahmen der Theorie steht noch in den Anfängen. Vor dem Krieg war nur die Konstitution der Mutante *lata* durch CATCHESIDE (1937) aufgeklärt. Weil die DE VRIESschen Mutanten von *Oenothera* den Nimbus der Erstmaligkeit tragen und ihre Bilder allgemein bekannt sind, habe ich eine Anzahl von ihnen analysiert. Die Ergebnisse sind in 3 Arbeiten mitgeteilt (RENNER 1940; HERZOG 1940; RENNER 1943). Im folgenden wird eine systematische Übersicht der bekannt gewordenen Fälle gegeben und über einige neue Formen berichtet.



## I. Isotrisomische<sup>1</sup> (primäre) Mutanten.

### 1. Die Mutante *tripus*.

Bei den Arten, die ein freies Chromosomenpaar neben einem 12er-Ring besitzen, ist jeweils eine primäre Trisomische im Sinn von BLAKESLEE möglich, mit einer Dreiergruppe statt des Paares. Eine solche Mutante ist weder bei *Oe. Lamarckiana*, noch bei *Oe. suaveolens*, noch bei *Oe. ammophila* bekannt geworden, so wie non-disjunction des freien Paares in der Meiose nicht beobachtet ist. Innerhalb des ganzen nicht leicht zu lenkenden meiotischen Systems scheint das einzige normale Chromosomenpaar mit vollendeter Regelmäßigkeit verteilt zu werden. Nur in einer Kreuzung einer anomalen *Oe. Lamarckiana*-Sippe wurden Eizellen mit zwei 1·2-Chromosomen erfaßt; 1·2 ist das den Komplexen *gaudens* und *velans* gemeinsame Element, das den letalen Rotnervfaktor *R* tragen kann. *Rubens* in *Oe. biennis* ist mit *gaudens* fast identisch und besitzt immer 1R2.

In der Kreuzung *Oe. Lamarckiana subcruciata* mit *Oe. biennis* als Vater wurde die gesuchte primäre Trisomische als (*velans* + 1·2)-*rubens* in einigen Individuen gefunden (RENNER 1943 b, S. 225). Sie bildet in der Meiose regelmäßig die Dreiergruppe 1r2—1r2—1R2 und wurde deswegen tris. *tripus* (Dreifuß) genannt. Sie ist schwach, schmalblättrig ähnlich den *scintillans*-Mutanten (vgl. unten), und durch extrem verkürzte Hypanthien ausgezeichnet. Bei Selbstbestäubung brachte sie wenige gute Samen, aus denen viel mehr normale als trisomische Individuen hervorgingen (16 gegen 3); die Spaltung der normalen Pflanzen nach *R—r* (1R, 15r) entspricht der Konstitution *rrR*.

Daß *tripus* doch auch bei *Oe. Lamarckiana* gefunden wird, ist nicht unwahrscheinlich; vielleicht ist sie hier noch schwächer als bei *rubivelutina*.

Im Vorbeigehen mag erwähnt sein, daß mir bei den homozygotischen Arten und Mutanten nie trisomische Individuen begegnet sind, dagegen öfter bei abgeleiteten, aus Bastarden abgespaltenen *Hookeri*-Typen. Solche Formen bilden in der Meiose 6 Paare und eine Dreiergruppe.

## II. Anisotrisomische Mutanten.

Alle übrigen 15-chromosomigen Mutanten der komplexheterozygotischen *Oenotheren* besitzen höchstens 2, nie 3 Stück eines und desselben Chromosoms. Ein Paar identischer Chromosomen kommt den additiv-trisomischen Formen zu; sie gehen aus einer Keimzelle (fast immer einer Eizelle) hervor, die einfach ein Chromosom des antagonistischen Komplexes als überzählig zugeteilt erhalten hat. Trisomisch sind sie nur in dem Sinn, daß die beiden Chromosomenhälften, die in dem Paar je doppelt zugegen sind, sich noch ein drittes Mal, aber auf zwei verschiedene Chromosomen verteilt, vorfinden. Das ist das Wesen der „tertiären“ Trisomischen von *Datura*, bei denen aber das überzählige Chromosom sich aus Stücken von Standardchromosomen auf dem Wege der reziproken Translokation neu gebildet hat.

Daß auch bei *Oenothera* abgeleitete Mutanten dieses Typus infolge neuer Translokationen vorkommen, ist nicht zu bezweifeln. Wir kennen aber noch

<sup>1</sup> Mit den von HIORTH (1947a und b) verwendeten Ausdrücken homotrisom, heterotrisom, allotrisom kommen unsere Termini nicht in Konflikt.



keinen sicheren hierhergehörigen Fall, und es soll deshalb nicht weiter davon die Rede sein.

Zwei Paare identischer Chromosomen können die „kompensiert Trisomischen“ besitzen, bei denen in einem Komplex ein Chromosom fehlt und durch zwei Chromosomen des Antagonisten ersetzt ist; sie besitzen wirklich zwei solche Paare, wenn sie bei Befruchtung innerhalb einer und derselben Sippe entstanden sind. Über Komplikationen bei Artbastardierung wird unten zu reden sein.

## II a. Einfach additive, deshalb dimorphe Trisomische.

8-chromosomige Keimzellen, die außer einem normalen Septett ein Chromosom aus dem antagonistischen Komplex enthalten, entstehen in den Normaltypen dadurch, daß 3 nebeneinander liegende Chromosomen zum selben Pol gehen, durch einfaches „Dreiglieder-Nicht-trennen“ (Abb. 1). Häufiger noch entstehen sie unter den mit verschiedenen Chromosomenzahlen ausgestatteten Keimzellen triploider Sippen und können deshalb durch Bestäubung Triploider mit dem Pollen der Normalformen gewonnen werden (vgl. DE VRIES 1925; RENNER 1943a, S. 17).

Verdoppelt ist in einer solchen anisodisomischen 8-chromosomigen Keimzelle keines der 7 Chromosomen, sondern 2 Chromosomenenden, die in dem Überzähligen vereinigt, in dem betreffenden Komplex auf 2 Chromosomen verteilt sind. In dem 15-chromosomigen Soma ist aber wirklich ein Chromosom verdoppelt. Würden die beiden identischen Chromosomen bei der Meiose sich immer paaren und immer zu verschiedenen Polen wandern, so wäre das Überzählige an den Komplex gekoppelt, dem es ursprünglich nicht zugehört, und die Mutante müßte bei Selbstbestäubung konstant züchten. In Wirklichkeit wird das Überzählige bald häufiger, bald seltener auch dem Komplex zugeteilt, aus dem es stammt, weil die Paarung des Überzähligen mit seinem Homologen oft unterbleibt (HÅKANSSON, HERZOG, RENNER), und deshalb spalten solche Trisomischen gewöhnlich die Normalform ab, sie sind „dimorph“ (DE VRIES 1916).

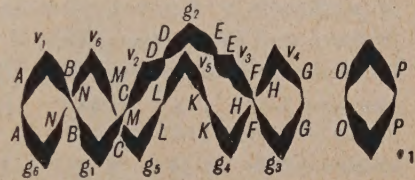


Abb. 1. Non-disjunction dreier Glieder im 12er-Ring, nach CATCHESIDE 1936, S. 3. Wenig schematisiert, die Enden der Chromosomen mit Buchstaben statt mit Zahlen bezeichnet.

### 2. Die *lata*-Mutanten.

Die erste Trisomische der *Oe. Lamarckiana*, deren Struktur geklärt wurde, ist die Mutante *lata* von DE VRIES, niedrig, schwach, mit breiten stumpfen Blättern, ganz sterilen Antheren. Durch Kreuzung der *Oe. Lamarckiana lata* mit einer Anzahl von Formen, deren Chromosomenenden bekannt waren, hat CATCHESIDE (1937) das überzählige Chromosom als 5·6 von *gaudens* identifiziert. Der Komplex *blandina* z. B. hat mit *gaudens* die Chromosomen 1·2 und 5·6 gemein, und in der Meiose der Verbindung *gaudens-lata*·*blandina* wird neben einem Paar eine 3er-Gruppe gebildet, während der 10er-Ring ungestört bleibt. Eine *lata*-Keimzelle entsteht also primär dadurch, daß das 5·6-Chromosom aus *gaudens* ausscheidet und sich an *velans* angliedert:

*gaudens*—5·6:  $\langle 3 \cdot 11 \quad 12 \cdot 7 \quad 8 \cdot 14 \quad 13 \cdot 10 \quad 9 \cdot 4 \quad 1 \cdot 2 \rangle$   
*velans* + 5·6:  $\langle 11 \cdot 12 \quad 7 \cdot 6 \quad 6 \cdot 5 \quad 5 \cdot 8 \quad 14 \cdot 13 \quad 10 \cdot 9 \quad 4 \cdot 3 \rangle \langle 1 \cdot 2 \rangle$

1a



In der *Oe. Lamarckiana lata* kann die Bindung verschieden ausfallen:

*gaudens*:  $\langle 5 \cdot 6 \rangle$  7 · 12 11 · 3 4 · 9 10 · 13 14 · 8  $\langle 1 \cdot 2 \rangle$ , oder  
*velans* + 5 · 6:  $\langle 5 \cdot 6 \rangle$  6 · 7 12 · 11 3 · 4 9 · 10 13 · 14 8 · 5  $\langle 1 \cdot 2 \rangle$ ;  
*gaudens* + 5 · 6: 5 · 6 7 · 12 11 · 3 4 · 9 10 · 13 14 · 8 5 · 6  $\langle 1 \cdot 2 \rangle$ ;  
*velans*: 6 · 7 12 · 11 3 · 4 9 · 10 13 · 14 8 · 5  $\langle 1 \cdot 2 \rangle$ ;

Deswegen kann auch [*gaudens* + 5 · 6] entstehen und damit z. B. bei Kreuzung mit *Oe. blandina* der *laeta-lata*-Bastard, den *Catcheside* ausgewertet hat. Daß das Überzählige, das ja aus *gaudens* stammt, viel öfter mit *velans* als mit *gaudens* geht, zeigen die Zahlen von DE VRIES (1913, S. 245ff.) und von CATCHESIDE (1937); meine eigenen Erfahrungen sind nicht anders.

*Lata* sollte bei allen Formen entstehen können, die das Chromosom 5 · 6 besitzen. Sie ist auch gefunden worden bei meiner *Oe. M-Lamarckiana*, deren *M-gaudens* in 5 · 6 unverändert ist; von DE VRIES bei *Oe. suaveolens (albicans-flavens)* und *Oe. biennis* (1918, S. 5; 1925, S. 152). Die zur Bildung von *lata* führenden Störungen sind hier folgende:

*albicans* + 5 · 6:  $\langle 1 \cdot 4 \rangle$   $\langle 2 \cdot 14 \rangle$  13 · 11 12 · 10 9 · 8 7 · 5 5 · 6 6 · 3  
*flavens* — 5 · 6:  $\langle 1 \cdot 4 \rangle$  14 · 13 11 · 12 10 · 9 8 · 7 3 · 2;  
*albicans* + 5 · 6:  $\langle 2 \cdot 14 \rangle$  8 · 9 4 · 1  $\langle 10 \cdot 12 \rangle$  7 · 5 5 · 6 6 · 3 11 · 13  
*rubens* — 5 · 6: 14 · 8 9 · 4  $\langle 1 \cdot 2 \rangle$   $\langle 12 \cdot 7 \rangle$  3 · 11 13 · 10<sup>1</sup>.

In der *Oe. biennis lata* muß also der 8er-Ring durch das zweite 5 · 6-Chromosom gestört, der 6er-Ring intakt sein.

### 3. Die dependens-Mutanten.

Wohl die häufigste dimorphe Trisomische von *Oe. Lamarckiana* ist eine im Habitus verhältnismäßig wenig abweichende Form, die HERIBERT NILSSON als *dependens*, DE VRIES als *pallescent*, wahrscheinlich auch als *oblonga* (partim) bezeichnet hat (vgl. RENNER 1940, S. 258f.). Sie hat hängende, oft hohle oder gekielte Stengelblätter, blasse Kelchzipfelspitzen, große Zähne an der Frucht und ist recht gut fruchtbar, mit viel *dependens* in der Nachkommenschaft.

Die Bestimmung des überzähligen Chromosoms war verhältnismäßig leicht an den Nachkommen einer *dependens*-Pflanze, die aus der Kreuzung *Oe. Lamarckiana* × *M-Lamarckiana* als [*velans* + x · y] · *M-gaudens* hervorgegangen war (RENNER 1940, S. 264ff.). Der in einem Bastard durch Translokation entstandene Komplex *M-gaudens* besitzt 3M2 + 1 · 11 statt 1 · 2 + 3 · 11 und bildet mit *velans* einen 14er-Ring<sup>1</sup>. Die *M-dependens* spaltet nach *M-m*, und

<sup>1</sup> Die bis jetzt bekannten Bindungsverhältnisse widersprechen der Annahme nicht, daß *M-gaudens* sich von *gaudens* nur durch den Besitz von 1 · 11 + 2 · 3 unterscheidet, aber sie reichen nicht zur völligen Sicherung aus. Die Häufigkeit des Auftretens der Translokationsmutante *rubrisepala* bei *Oe. M-Lamarckiana* [vgl. RENNER, „Die Translokationshomozygoten“, Z. Bot. 39 (1943)] macht es sogar wahrscheinlich, daß in *M-gaudens* noch ein weiterer Endenaustausch vorliegt, so daß eine einzige neue Translokation zu der Struktur von *subvelans* führen würde. Damit fiele eine wesentliche Stütze für die von mir ausgesprochene Vermutung, daß *subvelans* aus *velans* auf einen Schlag hervorgehen könne. Freilich hat auch die von mir seit langem kultivierte *R-Lamarckiana* von HERIBERT NILSSON einmal *rubrisepala* erzeugt, und dafür, daß diese Sippe seitdem strukturell verändert sei, spricht nichts. Aber die Erfahrung von OEHLKERS [„Die Auflösung von Chromosomenmutationen in der Meiosis durch Einwirkung von Chemikalien“, Z. Vererbungslehre 81, 328, (1943)], daß in einer Zelle 2 und sogar mehr Translokationen ablaufen können, eröffnet die bisher gar



dafür ist ein bei ihr oft auftretender 4er-Ring verantwortlich zu machen. Dieser Ring muß 3M2 enthalten, somit auch 2·1, somit auch 1·11, somit endlich 11·3 (1940, S. 266 provisorisch als 3·y bezeichnet, endgültig 1943, S. 216), das *dependens*-Chromosom. In der gewöhnlichen *Oe. Lamarckiana* entsteht eine *velans-dependens*-Gone wie folgt:

*gaudens* - 3·11:  $\langle \begin{smallmatrix} 1 \cdot 2 \\ 1 \cdot 2 \end{smallmatrix} \rangle \langle \begin{smallmatrix} 13 \cdot 10 \\ 10 \cdot 9 \end{smallmatrix} \rangle \begin{smallmatrix} 9 \cdot 4 \\ 4 \cdot 3 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 12 \cdot 7 \\ 7 \cdot 6 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 6 \cdot 5 \\ 5 \cdot 8 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 8 \cdot 14 \\ 14 \cdot 13 \end{smallmatrix} \rangle$



Abb. 2. *Oe. (biennis* × *Lamarckiana*) *albilaeta*, links normal, rechts *dependens*, beide aus selbstbestäubter *dependens* hervorgegangen. 43/45, 2. August.

In der *Oe. Lamarckiana dependens* sind möglich:

*gaudens*:  $\langle \begin{smallmatrix} 1 \cdot 2 \\ 1 \cdot 2 \end{smallmatrix} \rangle \langle \begin{smallmatrix} 3 \cdot 11 \\ 3 \cdot 11 \end{smallmatrix} \rangle \begin{smallmatrix} 12 \cdot 7 \\ 11 \cdot 12 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 6 \cdot 5 \\ 7 \cdot 6 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 8 \cdot 14 \\ 5 \cdot 8 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 13 \cdot 10 \\ 14 \cdot 13 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 9 \cdot 4 \\ 10 \cdot 9 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 4 \cdot 3 \\ 4 \cdot 3 \end{smallmatrix}$   
*velans* + 3·11:  $\langle \begin{smallmatrix} 1 \cdot 2 \\ 1 \cdot 2 \end{smallmatrix} \rangle \langle \begin{smallmatrix} 3 \cdot 11 \\ 3 \cdot 11 \end{smallmatrix} \rangle \begin{smallmatrix} 12 \cdot 7 \\ 11 \cdot 12 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 6 \cdot 5 \\ 7 \cdot 6 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 8 \cdot 14 \\ 5 \cdot 8 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 13 \cdot 10 \\ 14 \cdot 13 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 9 \cdot 4 \\ 10 \cdot 9 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 4 \cdot 3 \\ 4 \cdot 3 \end{smallmatrix}$   
*gaudens* + 3·11:  $\langle \begin{smallmatrix} 1 \cdot 2 \\ 1 \cdot 2 \end{smallmatrix} \rangle \begin{smallmatrix} 3 \cdot 11 \\ 11 \cdot 12 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 12 \cdot 7 \\ 7 \cdot 6 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 6 \cdot 5 \\ 5 \cdot 8 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 8 \cdot 14 \\ 14 \cdot 13 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 13 \cdot 10 \\ 10 \cdot 9 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 9 \cdot 4 \\ 4 \cdot 3 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 3 \cdot 11 \\ 4 \cdot 3 \end{smallmatrix}$   
*velans*:  $\langle \begin{smallmatrix} 1 \cdot 2 \\ 1 \cdot 2 \end{smallmatrix} \rangle \begin{smallmatrix} 3 \cdot 11 \\ 11 \cdot 12 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 12 \cdot 7 \\ 7 \cdot 6 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 6 \cdot 5 \\ 5 \cdot 8 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 8 \cdot 14 \\ 14 \cdot 13 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 13 \cdot 10 \\ 10 \cdot 9 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 9 \cdot 4 \\ 4 \cdot 3 \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} 3 \cdot 11 \\ 4 \cdot 3 \end{smallmatrix}$

nicht ins Auge gefaßte Möglichkeit einer sehr simplen Erklärung der Entstehung von *subvelans*. — Wie vielfältig die möglichen Wege sind, auf denen *velans* sich in zwei Schritten in *subvelans* umlagern kann, hat CLELAND ausführlich erörtert [„The origin of *h*decipiens from the complexes of *Oe. Lamarckiana* and its bearing upon the phylogenetic significance of similarities in segmental arrangement“, *Genetics* 27 (1942)].



In der *Oe. M-Lamarckiana dependens* u. a.:

<i>M-gaudens</i> :	3·2	1·11		12·7	6·5	8·14	13·10	9·4	
<i>velans</i> + 3·11:	2·1	11·3	11·12	7·6	5·8	14·13	10·9	4·3	
<i>M-gaudens</i> + 3·11:	3·2	1·11		12·7	6·5	8·14	13·10	9·4	3·11
<i>velans</i> :	2·1	11·12	7·6	5·8	14·13	10·9	4·3		

*Dependens* kann in jeder Verbindung entstehen, die *gaudens* oder *rubens* enthält. Beobachtet ist sie bei: *Oe. (Lamarckiana × biennis) velutirubata* (RENNER 1917, S. 199; 1940, S. 285); *Oe. (biennis × Lamarckiana) albilaeta* (Abb. 2; RENNER 1943b, S. 216); *Oe. biennis* (RENNER 1943b, S. 217); DE VRIES 1925, S. 650, aus *hemigigas* hervorgegangen); *Oe. p Fl-velutirubata* (RENNER 1940, S. 286); *Oe. (suaveolens × biennis) flavirubata* (RENNER 1940, S. 289); *Oe. (ammophila × biennis) rigirubata*, *Oe. (atrovirens × biennis) pictirubata*, *Oe. (biennis München × nova von Jüterbog) rubiplana*, *Oe. rubricaulis = tingens · rubens* (alle bei RENNER 1943b, S. 216); neuerdings noch bei *Oe.*



Abb. 3. *Albilaeta dependens*, Metaphase einer Pollenmutterzelle; das freie Paar und zwei Glieder des ungestörten 6er-Rings mit Chiasmen („Querarmen“). 44/77.

(*atrovirens × Lamarckiana*) *pictilaeta*. Fast konstant erwies sich die abgeleitete *velutirubata dependens*, mit *Fl p R* (RENNER 1940, S. 286, 306); mehr *dependens* als normale Nachkommenschaft hatte *rubricaulis dependens* (RENNER 1943b, S. 227).

An der Meiose der *albilaeta dependens* läßt sich prüfen, ob das überzählige Chromosom richtig bestimmt ist; es greift in die Ser-Kette ein, in der 3·11 liegt, und läßt den 6er-Ring ungestört (Abb. 3):

<i>albicans</i> + 3·11:	2·14	8·9	4·1	11·3	3·6	5·7	12·10	13·11	
<i>gaudens</i> :	14·8	9·4	1·2	11·3	6·5	7·12	10·13		
<i>albicans</i> :	2·14	8·9	4·1	3·6	5·7	12·10	13·11		
<i>gaudens</i> + 3·11:	14·8	9·4	1·2	11·3	6·5	7·12	10·13	11·3	

Bei *pictilaeta dependens* ist der 4er-Ring, der nach BAERECKE (S. 73) 1·2, 2·10, 10·13, 13·1 enthält, ungestört, das Überzählige bildet mit seinem Homologen aus *gaudens* fast immer ein Paar, die übrigen 9 Chromosomen bilden eine 9er-Kette. Die *flavirubata* der Aufzählung hatte die Konstitution *flavens · P-rubens* (Crossover), die *dependens* erwies sich als *PP*, und weil *P* im 3-Ende liegt, ist 3·11 vollends gesichert.

*Albivelutina* und *M-albilaeta* vermögen von sich aus keine *dependens* zu erzeugen. Werden sie durch Kreuzung in der *dependens*-Form hergestellt, so bilden sie wie zu erwarten meist eine offene Kette von 15 Gliedern:

<i>albicans</i> + 3·11:	3·11	12·10	9·8	5·7	6·3	4·1	2·14	13·11	
<i>velans</i> :	11·12	10·9	8·5	7·6	3·4	1·2	14·13		
<i>albicans</i> :	12·10	9·8	5·7	6·3	4·1	2·14	13·11		
<i>velans</i> + 3·11:	11·12	10·9	8·5	7·6	3·4	1·2	14·13	11·3	
<i>albicans</i> + 3·11:	3·11	1·4	9·8	14·2	3·6	5·7	12·10	13·11	
<i>M-gaudens</i> :	11·1	4·9	8·14	2·3	6·5	7·12	10·13		
<i>albicans</i> :	1·4	9·8	14·2	3·6	5·7	12·10	13·11		
<i>M-gaudens</i> + 3·11:	11·1	4·9	8·14	2·3	6·5	7·12	10·13	11·3	



4. Die *scintillans*-Mutanten.

Die durch schmale, spitze, glänzende Blätter, schlanke Infloreszenzen, kurze Hypanthien (vgl. HERZOG, S. 402, Fig. 20) ausgezeichnete Mutante ist von DE VRIES zuerst bei *Oe. Lamarckiana* und dann auch bei *Oe. biennis* aufgefunden worden. Das überzählige Chromosom muß also Bestandteil von *gaudens* und *rubens* sein, und tatsächlich läßt sich *Oe. Lamarckiana scintillans* als  $[velans + x \cdot y] \cdot gaudens$  aufbauen aus *Oe. (biennis scintillans) × Lamarck.* *albivelutina scintillans*  $\times$  *Oe. (biennis) × Lamarck.* *albilaeta* normal (HERZOG, S. 401 f.; RENNER 1943, S. 220f.). Fraglose *scintillans*-Abweicher sind mir auch sonst bei *gaudens*- und *rubens*-Verbindungen, z. B. bei *Oe. (biennis) × Lamarck.* *albilaeta*, bei *Oe. (atrovirens) × biennis* *pictirubata*, bisweilen begegnet, wurden aber nicht weiter verfolgt. In der HERIB. NILSSONschen Sippe von *Oe. Lamarckiana*, die ich kultiviere, ist sie nur als Abkömmling von *dependens* aufgetreten (RENNER 1940, S. 227, Nr. 1710).

In der *Oe. biennis scintillans* geht das Überzählige wieder mit dem 8er-Ring, von dem die *rubens*-Chromosomen  $5 \cdot 6$  und  $3 \cdot 11$  schon für *lata* und für *dependens* vergeben sind. Die Entscheidung zwischen  $7 \cdot 12$  und  $10 \cdot 13$  ist nach dem Verhalten der *Oe. albivelutina scintillans* (aus *Oe. bien. seint. × Lamarck.* gewonnen) mit Sicherheit zu treffen: diese Verbindung bildet mitunter einen 4er-Ring (HERZOG, S. 403), wie er nur mit Hilfe von  $10 \cdot 13$  zustandekommen kann:  $11 \cdot 12 - 12 \cdot 10 - 10 \cdot 13 - 13 \cdot 11$ .

Typische Konfigurationen von *Oe. biennis scintillans* sind:

*albicans* +  $10 \cdot 13$ :  $\langle 2 \cdot 14 \quad 8 \cdot 9 \quad 4 \cdot 1 \rangle \langle 13 \cdot 10 \rangle 10 \cdot 12 \quad 7 \cdot 5 \quad 6 \cdot 3 \quad 11 \cdot 13$   
*rubens*:  $\langle 14 \cdot 8 \quad 9 \cdot 4 \quad 1 \cdot 2 \rangle \langle 13 \cdot 10 \rangle 12 \cdot 7 \quad 5 \cdot 6 \quad 3 \cdot 11$ ,  
*albicans*:  $\langle 2 \cdot 14 \quad 8 \cdot 9 \quad 4 \cdot 1 \rangle 10 \cdot 12 \quad 7 \cdot 5 \quad 6 \cdot 3 \quad 11 \cdot 13$   
*rubens* +  $10 \cdot 13$ :  $\langle 14 \cdot 8 \quad 9 \cdot 4 \quad 1 \cdot 2 \rangle 13 \cdot 10 \quad 12 \cdot 7 \quad 5 \cdot 6 \quad 3 \cdot 11 \quad 13 \cdot 10$ .

*Scintillans*-Embryosäcke entstehen bei *Oe. biennis* auf folgende Weise:

*albicans*:  $\langle 2 \cdot 14 \quad 8 \cdot 9 \quad 4 \cdot 1 \rangle \langle 5 \cdot 7 \quad 12 \cdot 10 \quad 10 \cdot 13 \quad 13 \cdot 11 \quad 3 \cdot 6$   
*gaudens*:  $\langle 14 \cdot 8 \quad 9 \cdot 4 \quad 1 \cdot 2 \rangle \langle 7 \cdot 12 \quad 11 \cdot 3 \quad 6 \cdot 5 \rangle$ .

Für *Oe. Lamarckiana* sind die entsprechenden Schemata:

*gaudens*:  $\langle 1 \cdot 2 \rangle \langle 7 \cdot 12 \quad 11 \cdot 3 \quad 4 \cdot 9 \quad 14 \cdot 8 \quad 5 \cdot 6 \rangle$ ,  
*velans*:  $\langle 1 \cdot 2 \rangle \langle 12 \cdot 11 \quad 3 \cdot 4 \quad 9 \cdot 10 \quad 10 \cdot 13 \quad 13 \cdot 14 \quad 8 \cdot 5 \quad 6 \cdot 7 \rangle$ ,  
*gaudens*:  $\langle 1 \cdot 2 \rangle \langle 10 \cdot 13 \rangle 14 \cdot 8 \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 12 \quad 11 \cdot 3 \quad 4 \cdot 9$   
*velans* +  $10 \cdot 13$ :  $\langle 1 \cdot 2 \rangle \langle 10 \cdot 13 \rangle 13 \cdot 14 \quad 8 \cdot 5 \quad 6 \cdot 7 \quad 12 \cdot 11 \quad 3 \cdot 4 \quad 9 \cdot 10$ ,  
*gaudens* +  $10 \cdot 13$ :  $\langle 1 \cdot 2 \rangle 10 \cdot 13 \quad 14 \cdot 8 \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 12 \quad 11 \cdot 3 \quad 4 \cdot 9 \quad 10 \cdot 13$   
*velans*:  $\langle 1 \cdot 2 \rangle 13 \cdot 14 \quad 8 \cdot 5 \quad 6 \cdot 7 \quad 12 \cdot 11 \quad 3 \cdot 4 \quad 9 \cdot 10$ .

Bei *albivelutina scintillans* sind z. B. möglich:

*albicans* +  $10 \cdot 13$ :  $13 \cdot 10 \quad 9 \cdot 8 \quad 5 \cdot 7 \quad 6 \cdot 3 \quad 4 \cdot 1 \quad 2 \cdot 14 \quad 13 \cdot 11 \quad 12 \cdot 14$   
*velans*:  $10 \cdot 9 \quad 8 \cdot 5 \quad 7 \cdot 6 \quad 3 \cdot 4 \quad 1 \cdot 2 \quad 14 \cdot 13 \quad 11 \cdot 12$ ,  
*albicans*  $\alpha$ :  $\langle 10 \cdot 12 \quad 11 \cdot 13 \rangle 9 \cdot 8 \quad 5 \cdot 7 \quad 6 \cdot 3 \quad 4 \cdot 1 \quad 2 \cdot 14$   
 $[velans + 10 \cdot 13] \alpha$ :  $\langle 12 \cdot 11 \quad 13 \cdot 10 \rangle 10 \cdot 9 \quad 8 \cdot 5 \quad 7 \cdot 6 \quad 3 \cdot 4 \quad 1 \cdot 2 \quad 14 \cdot 13$ ,  
*albicans*  $\beta$ :  $\langle 12 \cdot 11 \quad 13 \cdot 10 \rangle 9 \cdot 8 \quad 5 \cdot 7 \quad 6 \cdot 3 \quad 4 \cdot 1 \quad 2 \cdot 14$   
 $[velans + 10 \cdot 13] \beta$ :  $\langle 10 \cdot 12 \quad 11 \cdot 13 \rangle 10 \cdot 9 \quad 8 \cdot 5 \quad 7 \cdot 6 \quad 3 \cdot 4 \quad 1 \cdot 2 \quad 14 \cdot 13$ .

Wenn der 4er-Ring gebildet wird, kann also *albicans* +  $10 \cdot 13$  nicht entstehen, aber außer normalem *albicans* ( $\alpha$ ) ein abgeändertes ( $\beta$ ), in dem die *albicans*-Chromosomen  $10 \cdot 12$  und  $11 \cdot 13$  durch  $10 \cdot 13$  von *rubens* und  $11 \cdot 12$



von *velans* ersetzt sind. Das konstante *velans*  $\beta$ , mit 10 · 12 und 11 · 13 von *albicans*, ist nur lebensfähig im 8-chromosomigen Zustand, weil das fehlende Chromosom 11 · 12 durch die beiden Chromosomen 10 · 12 und 11 · 13 kompensiert werden muß, und dann sind wieder, wie bei *scintillans*, die Enden 10 und 13 verdoppelt.

CATCHESIDE (1936, S. 14f.) hat aus gewissen Daten von DE VRIES geschlossen, das Überzählige von *scintillans* enthalte das *nanella*-Gen; aber *n* liegt im 4-Ende, und die durch 4 · 9 ausgezeichnete Trisomische ist die *incana* (vgl. unten).

### 5. Die *cana*-Mutanten.

Die dimorphe Mutante *cana* aus *Oe. Lamarckiana* ist von DE VRIES (1916, S. 250f.) nach der graugrünen Farbe des Laubes benannt; sie hat meist hohe, schlanke, wenig verzweigte Stengel, kleine bucklige, ziemlich schmale Blätter, auswärts gebogene Spitzen der Blütenknospen, kleine samenarme Früchte. Die von mir analysierte Sippe (RENNER 1940, S. 278f.; HERZOG, S. 378f.) war aus *Mp-Lamarckiana dependens* × *albivelutina* gewonnen, hatte also die Konstitution [*M-gaudens* + x · y] · *P-velans* und spaltete nach *P-p*, woraus zu schließen war, daß das überzählige Chromosom 3 · 4 ist, hier mit *p*; bei normaler *Oe. Lamarckiana* muß die *cana* *PP* sein, von der Konstitution [*gaudens* + 3*P4*] · *P-velans*. Die Entstehung einer *cana*-Keimzelle verläuft bei gewöhnlicher *Oe. Lamarckiana* so:

*gaudens*:  $\langle 1 \cdot 2 \rangle \langle 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 12 \quad 11 \cdot 3 \quad 3 \cdot 4 \quad 4 \cdot 9 \quad 10 \cdot 13 \quad 14 \cdot 8 \rangle$   
*velans*:  $\langle 1 \cdot 2 \rangle \langle 6 \cdot 7 \quad 12 \cdot 11 \quad 9 \cdot 10 \quad 13 \cdot 14 \quad 8 \cdot 5 \rangle$

In unseren Versuchen ging sie wiederholt aus *Oe. M-Lamarckiana dependens* hervor, bei der 3 · 4 mit 4 · 9 wohl leicht zum selben Pol gehen kann, weil die beiden Chromosomen an einem Ende einer offenen 11er-Kette liegen, wenn sich ein 4er-Ring gebildet hat (vgl. RENNER 1940, S. 281; dazu oben S. 6):

*M-gaudens*:  $\langle 1 \cdot 11 \quad 3M2 \rangle 4 \cdot 9 \quad 10 \cdot 13 \quad 14 \cdot 8 \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 12$   
*velans* + 3 · 11:  $\langle 11 \cdot 3 \quad 2 \cdot 1 \rangle 3 \cdot 4 \quad 9 \cdot 10 \quad 13 \cdot 14 \quad 8 \cdot 5 \quad 6 \cdot 7 \quad 12 \cdot 11$ ,  
*m-gaudens*:  $\langle 1 \cdot 2 \quad 3 \cdot 11 \rangle$   
*MP-velans*:  $\langle 2M3 \quad 11 \cdot 1 \rangle$  Rest wie oben.

Wenn 3 · 4 in die obere Zeile rückt, ist die *gaudens-cana*-Keimzelle fertig. Analysiert wurde *M-cana*, d. h. [*M-gaudens* + 3 · 4] · *velans*.

Hauptkonfigurationen der *cana* aus normaler *Oe. Lamarckiana* sind:

*gaudens* + 3 · 4:  $\langle 1 \cdot 2 \rangle \langle 3P4 \rangle 4 \cdot 9 \quad 10 \cdot 13 \quad 14 \cdot 8 \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 12 \quad 11 \cdot 3$   
*velans*:  $\langle 1 \cdot 2 \rangle \langle 3P4 \rangle 9 \cdot 10 \quad 13 \cdot 14 \quad 8 \cdot 5 \quad 6 \cdot 7 \quad 12 \cdot 11$ ,  
*gaudens*:  $\langle 1 \cdot 2 \rangle 4 \cdot 9 \quad 10 \cdot 13 \quad 14 \cdot 8 \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 12 \quad 11 \cdot 3$   
*velans* + 3 · 4:  $\langle 1 \cdot 2 \rangle 3P4 \quad 9 \cdot 10 \quad 13 \cdot 14 \quad 8 \cdot 5 \quad 6 \cdot 7 \quad 12 \cdot 11 \quad 3P4$ .

*Cana* sollte z. B. auch bei *Oe. (Lamarck. × biennis) velutirubata*, bei *Oe. (Hookeri × Lamarck.) hookerilaeta*, bei *Oe. (Hookeri × biennis) hookerirubata* möglich sein; beobachtet ist sie hier nicht. Aus *Oe. biennis*, von der DE VRIES sie angibt, kann sie nicht entstehen, weil *albicans* das Chromosom 3 · 4 nicht besitzt.

### 6. Die Mutante *macilentia*.

Aus Verbindungen von *Oe. Lamarckiana tris. dependens* und *tris. cana* ist einige Male (z. B. als *flava*) eine niedrige dünnstengelige, durch ihre schmalen



spitzen glatten Blätter an tris. *scintillans* erinnernde Form hervorgegangen, die wegen ihrer Schwächigkeit *macilenta* (die magere) genannt wurde (RENNER 1940, S. 281f.). Der 8-chromosomige Komplex war *velans*, also stammt das Überzählige aus *M-gaudens*. Die *velutiflava macilenta* ist stark pigmentiert und spaltet nach *M-m*; also enthält das Überzählige den Faktor *M*, und ist somit als  $2 \cdot 3$  erkannt. Die Diakinesekonfigurationen entsprechen dieser Diagnose: in der *velutiflava* ist der eine 4er-Ring gestört, und in der als [*velans* +  $2M3$ ] · *gaudens* gewonnenen *Oe. Lamarckiana macilenta* schließt sich das Überzählige bald an das 1 · 2-Paar, bald an die 12er-Kette an:

*flavens*:  $1 \cdot 4 \quad \langle 3m2 \rangle \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 8 \quad \langle 9 \cdot 10 \rangle \quad \langle 11 \cdot 12 \rangle \quad \langle 13 \cdot 14 \rangle$ ,  
*velans* +  $2M3$ :  $2 \cdot 1 \quad 4 \cdot 3 \quad \langle 3M2 \rangle \quad 6 \cdot 7 \quad 8 \cdot 5 \quad \langle 9 \cdot 10 \rangle \quad \langle 11 \cdot 12 \rangle \quad \langle 13 \cdot 14 \rangle$ ,  
*m-gaudens*:  $\langle 1 \cdot 2 \rangle \quad 2 \cdot 3 \quad 4 \cdot 9 \quad 10 \cdot 13 \quad 14 \cdot 8 \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 12 \quad 11 \cdot 3$   
*velans* +  $2M3$ :  $\langle 1 \cdot 2 \rangle \quad 3 \cdot 4 \quad 9 \cdot 10 \quad 13 \cdot 14 \quad 8 \cdot 5 \quad 6 \cdot 7 \quad 12 \cdot 11$ .

Die *Oe. Lamarckiana macilenta* hat guten Pollen, *gaudens* und *velans*, aber sehr wenige taugliche Samenanlagen; bei Selbstbestäubung bringt sie viel mehr normale als trisomische Individuen;  $2 \cdot 3$  geht öfter mit *velans* als mit *gaudens*.

Die Bildung von [*velans* +  $3M2$ ]-Keimzellen in *Oe. M-Lamarckiana dependens* kann besonders leicht geschehen, wenn  $2 \cdot 3$  am Ende einer offenen Kette liegt und mit seinem Nachbarn zum selben Pol geht:

*gaudens* +  $3 \cdot 11 - 3 \cdot 2$ :  $1 \cdot 11 \quad 12 \cdot 7 \quad 6 \cdot 5 \quad 8 \cdot 14 \quad 13 \cdot 10 \quad 9 \cdot 4 \quad 3 \cdot 11$   
*velans* +  $3 \cdot 2$ :  $3 \cdot 2 \quad 2 \cdot 1 \quad 11 \cdot 12 \quad 7 \cdot 6 \quad 5 \cdot 8 \quad 14 \cdot 13 \quad 10 \cdot 9 \quad 4 \cdot 3$ .

Entsprechend bei *Oe. Lamarckiana cana*:

*gaudens* +  $4 \cdot 3 - 3 \cdot 2$ :  $\langle 4 \cdot 3 \rangle \quad 1 \cdot 11 \quad 12 \cdot 7 \quad 6 \cdot 5 \quad 8 \cdot 14 \quad 13 \cdot 10 \quad 9 \cdot 4$   
*velans* +  $3 \cdot 2$ :  $\langle 4 \cdot 3 \rangle \quad 3 \cdot 2 \quad 2 \cdot 1 \quad 11 \cdot 12 \quad 7 \cdot 6 \quad 5 \cdot 8 \quad 14 \cdot 13 \quad 10 \cdot 9$ .

Umgekehrt entsteht tris. *dependens* aus tris. *macilenta* öfter als aus gewöhnlicher *Oe. Lamarckiana* durch eine analoge Störung:

*gaudens* +  $2 \cdot 3 - 11 \cdot 3$ :  $\langle 1 \cdot 2 \rangle \quad 2M3 \quad 4 \cdot 9 \quad 10 \cdot 13 \quad 14 \cdot 8 \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 12$   
*velans* +  $11 \cdot 3$ :  $\langle 1 \cdot 2 \rangle \quad 3 \cdot 4 \quad 9 \cdot 10 \quad 13 \cdot 14 \quad 8 \cdot 5 \quad 6 \cdot 7 \quad 12 \cdot 11 \quad 11 \cdot 3$ .

Das  $2M3$ -Chromosom der *Oe. M-Lamarckiana* stammt aus *flectens* der *Oe. atrovirens* und ist ebenso in *curvans* der *Oe. syrticola* vorhanden. *Macilenta* könnte somit bei den beiden Arten und bei allen *flexa*- und *curva*-Bastarden vorkommen, außerdem in nicht ganz identischer Form bei *Oe. suaveolens* und ihren *flava*-Bastarden, weil *flavens*  $2m3$  besitzt; daß  $2M3$  schmalere Blätter vererbt als  $2m3$ , ist bekannt (RENNER 1933).

### 7. Die Mutante *incana*.

Eine bei *Oe. biennis* nicht ganz selten auftretende und besonders aus der Kreuzung *Oe. biennis hemigigas* × *biennis* leicht zu gewinnende schwache Mutante mit kleinen graugrünen weißnervigen Blättern, dünnen steil aufsteigenden Stengeln, sehr lockeren Blütenständen, kleinen Blüten, schlechtem Pollen ist von DE VRIES (1925, S. 165) als mit der mut. *cana* von *Oe. Lamarckiana* wesensgleich angesprochen worden. Sie kann das nicht sein, weil das *cana*-Chromosom  $3 \cdot 4$  in *Oe. biennis* nicht zugegen ist, und ich habe sie deshalb *incana* genannt; *incanus* ist klassisch wie *canus* und bedeutet „fast grau“. Die Eizellen der *Oe. biennis incana* enthalten *albicans* +  $x \cdot y$ , der Pollen ist *rubens*. In der Meiose ist der 8er-Ring unverändert, der 6er-Ring ist durch eine 5er-Kette und ein



freies Paar ersetzt (HERZOG, S. 404). Die *albivelutina incana* und ebenso *albihookeri incana* bilden ab und zu einen 9-gliedrigen Ring (HERZOG ebenda); von den *rubens*-Chromosomen der *Oe. biennis* ist zu diesem Ringschluß nur 4·9 fähig (RENNER 1943, S. 218).

Die *incana*-Eizellen entstehen also in der normalen *Oe. biennis* so:

*albicans*:  $\langle \begin{matrix} 2 \cdot 14 & 8 \cdot 9 & 9 \cdot 4 & 4 \cdot 1 \\ 14 \cdot 8 & & & 1 \cdot 2 \end{matrix} \rangle \langle \begin{matrix} 3 \cdot 6 & 5 \cdot 7 & 12 \cdot 10 & 13 \cdot 11 \\ 6 \cdot 5 & 7 \cdot 12 & 10 \cdot 13 & 11 \cdot 3 \end{matrix} \rangle$ .

Die für eine additive Trisomische auffällige Monomorphie erklärt sich daraus, daß immer ein Paar gebildet wird:

*albicans* + 4·9:  $\langle \begin{matrix} 4 \cdot 9 & 9 \cdot 8 & 14 \cdot 2 & 1 \cdot 4 \\ 4 \cdot 9 & 8 \cdot 14 & 2 \cdot 1 & \end{matrix} \rangle \langle \begin{matrix} 3 \cdot 6 & 5 \cdot 7 & 12 \cdot 10 & 13 \cdot 11 \\ 6 \cdot 5 & 7 \cdot 12 & 10 \cdot 13 & 11 \cdot 3 \end{matrix} \rangle$ .

Daß ein kompensierter Komplex von der Struktur [*albicans*—1a + 2b] vorliegt, ist nicht wahrscheinlich, weil nie 2 Paare gefunden wurden. Bei VAN OVEREEM brachte eine „*albinervis*“, die wohl mit *incana* identisch ist, auch normale *biennis* und dazu viel „*biennis nanella*“. Hier wird die Paarung der beiden 4·9-Chromosomen wohl meist unterblieben sein, und dann war, weil 4 von *rubens* den Zwergfaktor enthält, crossing-over *N-n* möglich. Unter der „*biennis nanella*“ mag auch *incana nanella* mit [*n-albicans* + 4*n*9]·*n-rubens* gewesen sein. Mit der *cana* hat die *incana* die Verdoppelung des 4-Endes gemein; vielleicht rührt davon die Ähnlichkeit der Laubfarbe her.

#### 8. Die Mutante *serpentina*.

In der Nachkommenschaft von *Oe. (biennis* × *ammophila*) *albipercurva* ist ein sehr auffallender dimorpher Abweicher gefunden worden mit verkrümmten Blättern, hohen dünnen geschlängelten Stengeln, deswegen tris. *serpentina* genannt. Der Mutationscharakter ist auch in anderen Verbindungen, z. B. mit *rubens*, sehr ausgeprägt; die *Oe. biennis serpentina*, durch die Kreuzung *albipercurva serp.* × *biennis* gewonnen, hat mit normaler *biennis* wenig Ähnlichkeit (vgl. HERZOG, S. 415, Fig. 31). Das überzählige Chromosom stammt wohl aus *percurvans* und enthält vielleicht den *Perc*-Faktor. Aus anderen *percurvae* ist die Mutante nicht bekannt.

#### IIb. Kompensierte, deshalb monomorphe Trisomische.

Lebensfähige 8-chromosomige Keimzellen entstehen auch, wenn zweimal auf derselben Seite des Zickzackrings je 2 Chromosomen zum selben Pol gehen. Sind die beiden non-disjunctions durch ein einziges Kettenglied getrennt, so fällt in dem ersten Komplex ein Chromosom aus und wird durch 2 Chromosomen des Antagonisten ersetzt. Abb. 4a stellt das für den 12er-Ring der *Oe. Lamarckiana* dar. Am 14er-Ring der *Oe. (biennis* × *Hookeri*) *albihookeri* gilt etwa:

*albicans*:  $\langle \begin{matrix} 14 \cdot 2 & 1 \cdot 4 & 4 \cdot 3 & 6 \cdot 5 & 5 \cdot 7 & 8 \cdot 9 & 10 \cdot 12 & 11 \cdot 13 \\ 2 \cdot 1 & & 3 \cdot 6 & 7 \cdot 8 & 9 \cdot 10 & 12 \cdot 11 & 13 \cdot 14 \end{matrix} \rangle$ .

Aus *albicans* ist 3·6 ausgeschieden, und der Ausfall ist ersetzt durch 4·3 + 6·5 aus *<sup>h</sup>Hookeri*; deshalb ist *albicans* nur als 8-chromosomiger Komplex lebensfähig. Verdoppelt sind die Enden 4 und 6.

Falls 3 Kettenglieder zwischen den beiden Störungsstellen liegen, verliert der eine Komplex 2 Chromosomen und tauscht dafür 3 aus dem Partner ein. Das



wird illustriert durch die Abb. 4b für den 12er-Ring und durch die folgende Formel für *albihookeri*:

$$\begin{array}{l} \text{albicans:} \quad \langle 14 \cdot 2 \quad 1 \cdot 4 \quad 4 \cdot 3 \quad 6 \cdot 5 \quad 7 \cdot 8 \quad 8 \cdot 9 \quad 10 \cdot 12 \quad 11 \cdot 13 \rangle \\ {}^h\text{Hookeri:} \quad \langle \quad \quad 2 \cdot 1 \quad \quad \quad 3 \cdot 6 \quad 5 \cdot 7 \quad \quad \quad 9 \cdot 10 \quad 12 \cdot 11 \quad 13 \cdot 14 \rangle. \end{array}$$

In *albicans* fallen  $3 \cdot 6$  und  $5 \cdot 7$  aus;  $3 \cdot 6$  ist ersetzt durch  $3 \cdot 4 + 6 \cdot 5$ ,  $5 \cdot 7$  durch  $5 \cdot 6 + 7 \cdot 8$ . Verdoppelt sind wieder 2 Enden, 4 und 8.

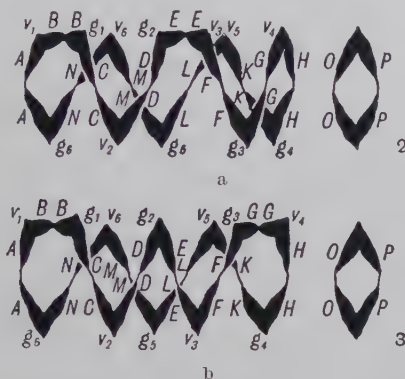


Abb. 4a u. b. Zweifache non-disjunction im 12er-Ring, nach CATCHESIDE. a mit einem Chromosom zwischen den beiden Störungsstellen; b mit 3 Gliedern dazwischen.

Der letzte Fall, mit 5 Gliedern zwischen den Stellen des Nichttrennens, ist nur bei einem 14er-Ring möglich. Die Abb. 5 schematisiert das in der von EMERSON (1936) gewählten Weise:

$$\begin{array}{l} \text{albicans:} \quad \langle 14 \cdot 2 \quad 1 \cdot 4 \quad 4 \cdot 3 \quad 6 \cdot 5 \quad 7 \cdot 8 \quad 9 \cdot 10 \quad 10 \cdot 12 \quad 11 \cdot 13 \rangle \\ {}^h\text{Hookeri:} \quad \langle \quad \quad 2 \cdot 1 \quad \quad \quad 3 \cdot 6 \quad 5 \cdot 7 \quad 8 \cdot 9 \quad \quad \quad 12 \cdot 11 \quad 13 \cdot 14 \rangle. \end{array}$$

*Albicans* verliert 3 und übernimmt 4 Chromosomen:  $3 \cdot 6$  ist ersetzt durch  $3 \cdot 4 + 6 \cdot 5$ ,  $5 \cdot 7$  durch  $5 \cdot 6 + 7 \cdot 8$ ,  $8 \cdot 9$  durch  $8 \cdot 7 + 9 \cdot 10$ . Verdoppelt

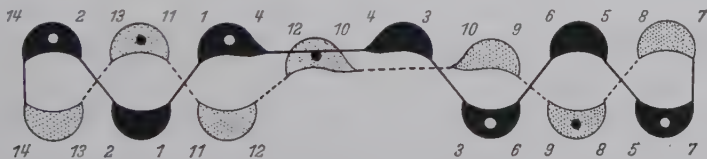


Abb. 5. Zwei non-disjunctions im 14er-Ring von *Oe. albihookeri*, auf beiden Seiten durch je 5 Chromosomen getrennt. Nach der Art von EMERSON (1936) schematisiert; die Chromosomen von *hHookeri* mit einem Kreis in der Mitte, die von *albicans* ohne einen solchen.

sind 4 und 10. Ebenso gut können wir aber sagen, der neue Komplex entstehe dadurch, daß *hHookeri* 3 Chromosomen verliere und 4 übernehme:

$$\begin{array}{l} \text{albicans:} \quad \langle 13 \cdot 14 \quad 2 \cdot 1 \quad \quad \quad 3 \cdot 6 \quad 5 \cdot 7 \quad 8 \cdot 9 \quad \quad \quad 12 \cdot 11 \rangle \\ {}^h\text{Hookeri:} \quad \langle \quad \quad 14 \cdot 2 \quad 1 \cdot 4 \quad 4 \cdot 3 \quad 6 \cdot 5 \quad 7 \cdot 8 \quad 9 \cdot 10 \quad 10 \cdot 12 \quad 11 \cdot 13 \rangle. \end{array}$$

Hier ist  $1 \cdot 2$  ersetzt durch  $14 \cdot 2 + 1 \cdot 4$ ,  $12 \cdot 11$  durch  $10 \cdot 12 + 11 \cdot 13$ ,  $13 \cdot 14$  durch  $11 \cdot 13 + 14 \cdot 2$ . Der Abstand zwischen den beiden Störungsstellen beträgt nach beiden Seiten 5 Glieder.

Wir können auch sagen: es entsteht ein aus 4 *albicans*- und 4 *hHookeri*-Chromosomen zusammengesetzter Komplex dadurch, daß nach der normalen 7-gliedrigen Folge von  $4 \cdot 3$  bis  $9 \cdot 10$  die Zickzackkette durch das Nichttrennen von  $9 \cdot 10$  und  $10 \cdot 12$  umklappt, in verkehrter Pol-Orientierung aber weiter normaler



Folge bis zu 1·4 fortläuft, und durch eine zweite non-disjunction zwischen 1·4 und 4·3 zur alten Orientierung zurückfindet. Auf diese Weise werden je 4 Glieder der beiden Komplexe am selben Pol vereinigt:

$$\langle \begin{array}{cccccccc} 4 \cdot 3 & 6 \cdot 5 & 7 \cdot 8 & 9 \cdot 10 & 10 \cdot 12 & 11 \cdot 13 & 14 \cdot 2 & 1 \cdot 4 \\ 3 \cdot 6 & 5 \cdot 7 & 8 \cdot 9 & & 12 \cdot 11 & 13 \cdot 14 & 2 \cdot 1 & \end{array} \rangle.$$

Gefunden ist ein solcher Typus noch nicht.

### 9. Die Mutante *mira*.

Die erste kompensierte Trisomische, die ich kennenlernte (RENNER 1940, S. 270f.), entstand — und entsteht immer wieder — durch reguläre Spaltung aus einer additiv trisomischen Hybride, der oben geschilderten *Oe. M-Lamarckiana dependens*. Diese Form spaltet bei Selbstbestäubung in *Mm*, *mm* und besonders tief pigmentierte *MM*; *Mm* und *mm* kommen als Normaltypen und als *dependens* vor, *MM* ist immer *dependens*, unterscheidet sich aber von den anderen *dependens*-Formen durch ihre Konstanz: sie ist monomorph. Die Diakinese zeigt mindestens ein freies Paar, seltener 2 Paare, und die Analyse zeigt, daß im Pollen nur *M-gaudens*, in den Eizellen vor allem 8-chromosomiges *MP-velans* aktiv ist. Die Konstitution ist also:

$$\begin{array}{l} M\text{-}gaudens: \langle 2 \cdot 3 \rangle \quad 4 \cdot 9 \quad 10 \cdot 13 \quad 14 \cdot 8 \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 12 \quad \langle 11 \cdot 1 \rangle \\ MP\text{-}velans: \langle 2 \cdot 3 \rangle \quad 3 \cdot 4 \quad 9 \cdot 10 \quad 13 \cdot 14 \quad 8 \cdot 5 \quad 6 \cdot 7 \quad 12 \cdot 11 \quad \langle 11 \cdot 1 \rangle. \end{array}$$

*Velans* ist nur mit 8 Chromosomen tauglich, weil 1·2 fehlt und durch 1·11 + 2·3 kompensiert werden muß.

Die ursprüngliche Kombination der Chromosomen in der *M-Lamarckiana dependens* ist

$$\begin{array}{l} M\text{-}gaudens: \langle 11 \cdot 1 \quad 2 \cdot 3 \rangle \quad 4 \cdot 9 \quad 10 \cdot 13 \quad 14 \cdot 8 \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 12 \\ velans + 3 \cdot 11: \langle \quad 1 \cdot 2 \quad 3 \cdot 11 \rangle \quad 3 \cdot 4 \quad 9 \cdot 10 \quad 13 \cdot 14 \quad 8 \cdot 5 \quad 6 \cdot 7 \quad 12 \cdot 11. \end{array}$$

Nun brauchen aber nur die beiden Paare des 4er-Rings den Platz zu wechseln, dann entsteht statt *velans* + 3·11 die kompensierte Kombination *velans* — 1·2 + 2M3 + 1·11, und wenn dazu in der Zygote *M-gaudens* tritt, ist die *mira* fertig.

In der *mira* sind die Enden 3 und 11 dreifach vorhanden. Das sind dieselben Enden, die das überzählige Chromosom der ursprünglichen *dependens* besitzt, und es ist deshalb nicht erstaunlich, daß die *mira* durchaus *dependens*-Charakter hat.

*Mira* ist im Wachstum gut ausgeglichen, und ihre Keimzellen sind zu einem großen Teil tauglich. Weil in den Embryosäcken *M-gaudens* nicht häufig ist, sind taube Samen bei Selbstbestäubung spärlich, die Fruchtbarkeit hoch. Die Mutante stellt einen so gut wie konstanten, extrem komplexheterozygotischen Typus mit 8-chromosomigen Embryosäcken und 7-chromosomigem Pollen dar, der in zahlreichen Generationen und in vielen Hunderten gleichförmiger Individuen erzogen wurde.

Auch in der *M-cana* entstehen *mira*-Embryosäcke, am leichtesten wohl, wenn die 13er-Kette zwischen 2·1 und 1·11 unterbrochen ist, so daß 1·11 mit 11·12 am Ende der Kette zum selben Pol gehen kann:

$$\begin{array}{l} gaudens + 4-11: \quad 1 \cdot 2 \quad \langle 3 \cdot 4 \rangle \quad 4 \cdot 9 \quad 10 \cdot 13 \quad 14 \cdot 8 \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 12 \\ velans - 1 \cdot 2 + 2 \cdot 3 + 11 \cdot 1: \quad 2 \cdot 3 \quad \langle 3 \cdot 4 \rangle \quad 9 \cdot 10 \quad 13 \cdot 14 \quad 8 \cdot 5 \quad 6 \cdot 7 \quad 12 \cdot 11 \quad 11 \cdot 1. \end{array}$$



Wenn *mira* aus der 14-chromosomigen *M-Lamarckiana* hervorgeht, was einige Male beobachtet wurde (RENNER 1940, S. 292), geschieht das durch Nichttrennen zu beiden Seiten von 1·2:

*M-gaudens* defekt:  $\begin{matrix} & 7 \cdot 12 & & 1 \cdot 2 & & 4 \cdot 9 & & 10 \cdot 13 & & 14 \cdot 8 & & 5 \cdot 6 \\ \text{velans} - 1 \cdot 2 + 11 \cdot 1 + 2 \cdot 3: & \swarrow & & & & \searrow & & & & & & \end{matrix}$   
 $\begin{matrix} & 12 \cdot 11 & 11 \cdot 1 & 2 \cdot 3 & 3 \cdot 4 & 9 \cdot 10 & 13 \cdot 14 & 8 \cdot 5 & 6 \cdot 7 \end{matrix}$

### 10. Die Mutante *candicans*.

Aus *Oe. M-Lamarckiana tris. cana* geht oft eine äußerlich abweichende, durch dicke Stengel ausgezeichnete, nicht marginale, bei Selbstbestäubung konstante Form hervor, die der mut. *candicans* von DE VRIES (1923, S. 378) sehr ähnlich scheint und deswegen auch so genannt wurde. Sie bildet 2 freie Paare und eine 11er-Kette und hat wohl die Konstitution:

*mP-gaudens*:  $\begin{matrix} \langle 3 \cdot 4 \rangle & \langle 2 \cdot 1 \rangle & 1 \cdot 11 & 12 \cdot 7 & 6 \cdot 5 & 8 \cdot 14 & 13 \cdot 10 & 9 \cdot 4 \\ P\text{-velans}: & \langle 3 \cdot 4 \rangle & \langle 2 \cdot 1 \rangle & 11 \cdot 12 & 7 \cdot 6 & 5 \cdot 8 & 14 \cdot 13 & 10 \cdot 9 \end{matrix}$

Dieser *mP-gaudens*-Komplex ist nur mit 8 Chromosomen lebensfähig, weil 3·2 fehlt und durch 3·4 + 2·1 ersetzt ist; der *velans*-Komplex ist normal. *Gaudens-candicans*-Keimzellen entstehen in der *M-Lamarckiana tris. cana*, wenn die Chromosomen 2·1 und 1·11 miteinander zum *gaudens*-Pol gehen, während 3·2 sich an *velans* anschließt:

*gaudens* + 3P4:  $\begin{matrix} 2 \cdot 1 & 1 \cdot 11 & 12 \cdot 7 & 6 \cdot 5 & 8 \cdot 14 & 13 \cdot 10 & 9 \cdot 4 & \langle 4 \cdot 3 \rangle \\ MP\text{-velans defekt}: & 11 \cdot 12 & 7 \cdot 6 & 5 \cdot 8 & 14 \cdot 13 & 10 \cdot 9 & \langle 4 \cdot 3 \rangle & 3 \cdot 2 \end{matrix}$

Am leichtesten wird das geschehen, wenn 3·2 sich mit den zwei 3·4-Chromosomen zur Dreiergruppe verbindet, so daß 2·1 mit 1·11 am Ende der offenen Kette liegt. Bei der anomalen Konstitution der 15-chromosomigen Ausgangsippe genügt also ein einziges Zweiglieder-Nichttrennen, um den kompensierten Typus zu schaffen.

Aus diploider *Oe. M-Lamarckiana* könnte eine *candicans*-Keimzelle so entstehen, daß 3M2 von *M-gaudens* auf *velans* übergeht und durch 4·3 und 2·1 von *velans* ersetzt wird:

*M-gaudens* - 3·2 + 4·3 + 2·1:  $\begin{matrix} 13 \cdot 10 & 9 \cdot 4 & 4 \cdot 3 & 2 \cdot 1 & 1 \cdot 11 & 12 \cdot 7 & 6 \cdot 5 & 8 \cdot 14 \\ \text{velans defekt}: & 10 \cdot 9 & 3 \cdot 2 & 11 \cdot 12 & 7 \cdot 6 & 5 \cdot 8 & 14 \cdot 13 \end{matrix}$

Mit normalem *velans* gäbe eine solche Eizelle die *candicans*. Verdoppelt sind in *gaudens candicans* die Enden 1 und 4, in *gaudens cana* 3 und 4. Da überdies die tris. *candicans* das ganze 3·4-Chromosom von *velans* mit *P* doppelt besitzt wie die tris. *cana*, ist die Ähnlichkeit der beiden Mutanten nicht erstaunlich. In gewissem Sinn ist *candicans* das Gegenstück zu *mira*, insofern als *mira* eine *MM-dependens* ist, *candicans* eine *mm-cana*. In gewöhnlicher *Oe. Lamarckiana* könnte eine mit unserer *candicans* nicht identische, aber ihr ähnlich konstituierte Form etwa auf folgende Weise zustande kommen:

*gaudens* + 4 + 12:  $\begin{matrix} \langle 1 \cdot 2 \rangle & \langle 8 \cdot 14 \rangle & 13 \cdot 10 & 9 \cdot 4 & 4 \cdot 3 & 11 \cdot 12 & 12 \cdot 7 & 6 \cdot 5 \\ \text{velans}: & \langle 1 \cdot 2 \rangle & 14 \cdot 13 & 10 \cdot 9 & 3 \cdot 11 & 7 \cdot 6 & 5 \cdot 8 \end{matrix}$

### 11. Die *glossa*-Mutanten.

In der Kreuzung *Oe. (biennis scintillans* × *Lamarckiana*) *albivelutina scintillans* × *albilaeta* normal entsteht in großer Zahl ein kräftiger, getupfter, durch lange zungenförmige Blätter ausgezeichneter, bei Selbstbestäubung konstanter Typus, *albilaeta glossa* genannt (RENNER 1940, S. 222f.). In der Meiose



bildet er ein freies Paar und eine 13er-Kette, die Verbindung *albicans-glossa-velans* hat 2 Paare und eine 11er-Kette. Daraus ist zu schließen, daß *albicans glossa* 1 · 2 und 3P4 aus *velans* besitzt und dafür 1 · 4 eingebüßt hat.

Die Formel der *albilaeta glossa* ist somit:

*albicans glossa*:  $\langle 1 \cdot 2 \rangle 2 \cdot 14 \quad 8 \cdot 9 \quad 4P3 \quad 11 \cdot 13 \quad 10 \cdot 12 \quad 7 \cdot 5 \quad 6 \cdot 3$   
*gaudens*:  $\langle 1 \cdot 2 \rangle \quad 14 \cdot 8 \quad 9 \cdot 4 \quad 3 \cdot 11 \quad 13 \cdot 10 \quad 12 \cdot 7 \quad 5 \cdot 6$

Verdoppelt sind in *albicans glossa* die Enden 2 und 3, wie in der additiven Trisomischen *macilenta*, und die beiden Mutanten, die im übrigen ja durchaus nicht identisch sind, haben auch gewisse Ähnlichkeit im Habitus; bei beiden sind die Blätter lang und ist die Stengeltupfung grob.

Der 8-chromosomige Komplex *albicans*—1 · 4 + 1 · 2 + 3 · 4 entsteht in der *albivelutina scintillans* am leichtesten, wenn 14 · 13 sich an den 4er-Ring anschließt und am Ende der 10-gliedrigen Kette zunächst 14 · 2 und 2 · 1 zum selben Pol gehen, und wenn gleichzeitig auf der anderen Seite von 1 · 4 das Chromosom 4 · 3 sich an 3 · 6 anschließt. Nur durch die Koppelung der beiden non-disjunctions kommen lebensfähige Keimzellen zustande in 2 Varianten:

*albicans glossa* α:  $\langle 13 \cdot 11 \quad 12 \cdot 10 \rangle 14 \cdot 2 \quad 2 \cdot 1 \quad 4 \cdot 3 \quad 3 \cdot 6 \quad 7 \cdot 5 \quad 8 \cdot 9$   
*velans* defekt:  $14 \cdot 13 \langle 11 \cdot 12 \quad 10 \cdot 13 \rangle \quad 1 \cdot 4 \quad 6 \cdot 7 \quad 5 \cdot 8 \quad 9 \cdot 10$   
*albicans glossa* β:  $11 \cdot 12 \quad 10 \cdot 13 \rangle 14 \cdot 2 \quad 2 \cdot 1 \quad 4 \cdot 3 \quad 3 \cdot 6 \quad 7 \cdot 5 \quad 8 \cdot 9$   
*velans* defekt:  $14 \cdot 13 \langle 13 \cdot 11 \quad 12 \cdot 10 \rangle \quad 1 \cdot 4 \quad 6 \cdot 7 \quad 5 \cdot 8 \quad 9 \cdot 10$

Die Variante α hat die ursprünglichen *albicans*-Chromosomen 13 · 11 und 12 · 10, β erhält 11 · 12 von *velans* und von *rubens* 10 · 13, das *scintillans*-Chromosom. *Albilaeta glossa* β mußte 2 Paare bilden,  $2 \times 1 \cdot 2$  und  $2 \times 10 \cdot 13$ ; sie ist nicht erfaßt worden. Dagegen wurde eine aus der Kreuzung *albilaeta glossa* × *suaveolens* gewonnene *albiflava glossa* cytologisch untersucht; sie bildete nicht, wie bei α zu erwarten, einen 4er-Ring und einen geschlossenen 11er-Ring:

*albicans glossa* α:  $\langle 1 \cdot 2 \quad 3 \cdot 4 \rangle \langle 3 \cdot 6 \quad 5 \cdot 7 \quad 8 \cdot 9 \quad 10 \cdot 12 \quad 11 \cdot 13 \quad 10 \cdot 3 \rangle$   
*flavens*:  $\langle 2 \cdot 3 \quad 4 \cdot 1 \rangle \langle 6 \cdot 5 \quad 7 \cdot 8 \quad 9 \cdot 10 \quad 12 \cdot 11 \quad 13 \cdot 10 \rangle$

sondern neben dem 4er-Ring ein Paar, nämlich 2 · 11 · 12, und dazu eine 9er-Kette oder 2 offene Ketten von 3 bzw. 6 Gliedern. Die *albivelutina glossa* β mußte 3 freie Paare haben, nämlich 1 · 2, 3 · 4 und 11 · 12 je doppelt.

Aus diploider *albivelutina* kann eine *albicans glossa* α-Keimzelle hervorgehen durch Nichttrennen zu beiden Seiten von 1 · 4:

*albicans glossa* α: 10 · 12  $\quad 11 \cdot 13 \quad 14 \cdot 2 \quad 2 \cdot 1 \quad 4 \cdot 3 \quad 3 \cdot 6 \quad 7 \cdot 5 \quad 8 \cdot 9$   
*velans* defekt:  $\quad 12 \cdot 11 \quad 13 \cdot 14 \quad 1 \cdot 4 \quad 6 \cdot 7 \quad 5 \cdot 8 \quad 9 \cdot 10$

Ebensogut wie aus *albivelutina* könnte *glossa* aus *albihookeri* hervorgehen. Ich glaubte sie auch schon gefunden zu haben, aber die Analyse hat ergeben, daß eine andere äußerlich ähnliche Mutante vorlag, die *paraglossa* genannt wurde.

Das Gewicht der früher (1943, S. 223) für die Wahl von 1 · 2 gegebenen Begründung: *albicans glossa* wird eher 1 · 2 als 6 · 7 aus *velans* übernommen haben, weil *glossa* auch aus *albihookeri* und *albifranciscana*, denen 6 · 7 fehlt, hervorgeht, ist deshalb fraglich geworden, weil die „*glossa*“ aus *albihookeri* mindestens zum Teil als *paraglossa* erkannt ist. Aber die Begründung ist überhaupt entbehrlich, denn der Befund, daß *albilaeta glossa* ein freies Paar bildet, läßt keine andere Wahl als 1 · 2.



Interessant wäre eine Trisomische, die auf folgende Weise entstünde:

<i>albicans</i> + 4 + 7:	11 · 13	14 · 2	1 · 4 4 · 3	6 · 7 7 · 5	8 · 9	10 · 12
<i>velans</i> defekt:	13 · 14	2 · 1	3 · 6	5 · 8	9 · 10	12 · 11,

vor allem deswegen, weil wir über die Chromosomen 6·7 und 5·8 von *velans* noch nichts weiter wissen, als daß in mindestens einem von ihnen die Letalwirkung von *velans* lokalisiert ist.

### 12. Die Mutante *paraglossa*.

Die Kreuzung *Oe. (biennis* × *Hookeri*) *albihookeri* × *biennis* liefert zur Hauptsache, weil *albicans* verdrängt wird, <sup>h</sup>*Hookeri* · *rubens*, daneben entstanden mitunter einige 15-chromosomige Pflanzen, die mit ihren langen zungenförmigen Blättern und ihren steilen Ästen für *albirubata glossa* (soviel wie *biennis glossa*) gehalten wurden. Aber die Kreuzung der neuen Form mit *Oe. Hookeri* ♂ (Abb. 6) zeigte in der Meiose 6 freie Paare und eine offene 3er-Gruppe. Die Grundlage dieses 8-chromosomigen Komplexes konnte also nicht *albicans* sein, sondern es mußte im wesentlichen <sup>h</sup>*Hookeri* vorhanden sein, so daß die Mutante eine *hookerirubata* darstellt. Mit gewöhnlicher *hookerirubata* hat die trisomische Form den Besitz zweier freier Paare in der Meiose gemein; die übrigen 11 Chromosomen bilden eine offene Kette. Um eine einfache Addition eines *albicans*-Chromosoms kann es sich bei diesen Konfigurationen nicht handeln, weil die Mutante bei Selbstbestäubung keine *Hookeri*-Homozygoten abspaltet. Im einfachsten Fall muß also ein <sup>h</sup>*Hookeri*-Chromosom durch 2 Chromosomen von *albicans* ersetzt sein.



Abb. 6. *Oe. Hookeri* tris. *paraglossa*, aus *hookerirubata paraglossa* × *Hookeri*. 44/84, 18. August.

Das fehlende <sup>h</sup>*Hookeri*-Chromosom kann nicht 1 · 2 sein, weil die *hookerirubata paraglossa*, wie die neue Mutante heißen soll, mit Hilfe des freien Paares nach *R-r* (rotnervig-weißnervig) spaltet. Es kann nicht 3 · 4 sein, weil die Mutante am Stengel getupft ist und rotstreifige Kelche hat, also *P* (in 3 · 4) enthält. Es kann nicht 5 · 6 sein, weil das einzige Chromosom, das für das zweite Paar der Mutante in Betracht kommt, 5 · 6 ist; *rubens* bildet ja mit normalem <sup>h</sup>*Hookeri* nur 2 Paare, mit *albicans* keines. Der züchterische Beweis dafür, daß 5 · 6 in der trisomischen Form doppelt vorhanden ist, wäre die Spaltung nach *Sp-sp* (spitzkelchig-stumpfelchig), die nicht beobachtet ist; aber die *sp*-Homozygoten sind in manchen Nachkommenschaften selten. Zwischen den übrigen 4 Chromo-





Bei Kreuzung der *albihookeri* mit *biennis* ♂ entsteht in gewissen Familien neben normalem <sup>h</sup>*Hookeri* · *rubens* in geringer Zahl ein viel schwächerer Typus mit dunkelgrünen spitzen Blättern, getupften Stengeln, rotstreifigen Kelchen, an *Oe. Lamarckiana scintillans* erinnernd, augenscheinlich *lonche* in der *rubens*-Verbindung. Die sichere Probe: Herstellung dieser Form durch Bestäubung der

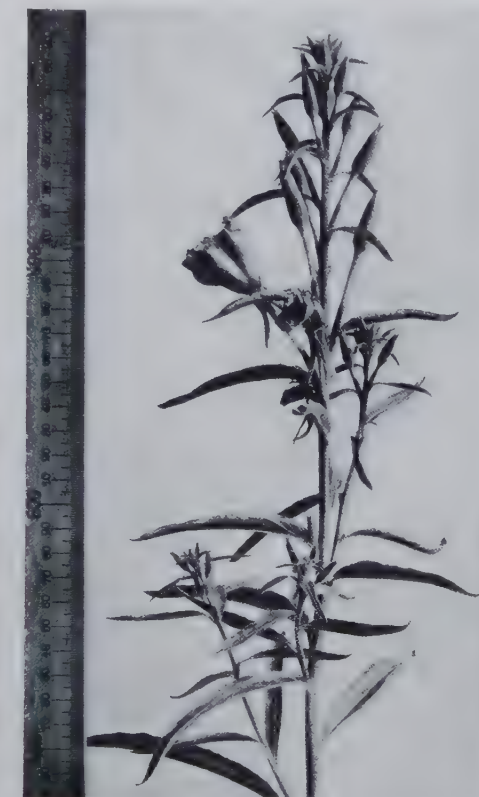


Abb. 7a—c. Rosettenblätter von: a *Oe. Hookeri* Standard; b *albihookeri* normal, c *albihookeri tris. lonche*, alle aus *albihookeri* × *Hookeri* (48/83). Auf  $\frac{1}{3}$  verkleinert.

Abb. 8. *Oe. albihookeri tris. lonche*, kleinblütig. 42/36, 10. August.

„*Hookeri lonche*“ mit *biennis*-Pollen, ist noch nicht geglückt, weil die Früchte spät im Jahr nicht angingen.

Das Erbverhalten läßt schon erkennen, daß ein 15-chromosomiger Typus vorliegt. Die Mutante *lonche* aus selbstbestäubter *albihookeri* bildet in der Diakinese 3 freie Paare neben einer 9-gliedrigen offenen Kette, die *rubens*-Verbindung bildet ein einziges Paar und eine 13er-Kette. Die Mutante besitzt also einen *albicans*-Komplex, der derart abgeändert ist, daß normales *albicans* nicht mehr entstehen kann.

Die Tupfung der *rubens*-Verbindung zeigt, daß *albicans lonche* das 3 P 4-Chromosom von <sup>h</sup>*Hookeri* übernommen hat; dem entspricht auch die *Hookeri*-artige Kelchfärbung der *albihookeri lonche*. Den Komplexen *rubens* und <sup>h</sup>*Hookeri* sind zwei Chromosomen gemeinsam, 1 · 2 und 5 · 6. Da die *lonche*



auch aus *albivelutina* hervorzugehen scheint und *velans* kein 5 · 6 besitzt, ist das zweite <sup>h</sup>*Hookeri*-Chromosom 1 · 2. Außer 1 · 2 und 3 · 4 ist in *albicans* vermutlich noch ein drittes Chromosom eingetreten, das *velans* und <sup>h</sup>*Hookeri* gemeinsam haben: 9 · 10 oder 11 · 12 oder 13 · 14. Am einfachsten fällt die Umgruppierung im *albihookeri*-Ring aus, wenn 13 · 14 mit 1 · 2 und 3 · 4 aus <sup>h</sup>*Hookeri* ausscheidet und in *albicans* eingegliedert wird; es braucht nur die linke der beiden non-disjunctions, die wir von *glossa* kennen:

*albicans glossa*: 11 · 13 14 · 2 2 · 1 3 · 6 5 · 7  
<sup>h</sup>*Hookeri* defekt: 12 · 11 13 · 14 6 · 5 9 · 10,

um 2 Ringglieder weiter nach links verschoben zu werden:

*albicans lonche*: < 10 · 12 11 · 13 13 · 14 2 · 1 4 · 3 3 · 6 5 · 7 8 · 9  
<sup>h</sup>*Hookeri* defekt: < 12 · 11 14 · 2 1 · 4 6 · 5 7 · 8 9 · 10 > (a)

*Albicans* hätte also 1 · 4 und 2 · 14 eingebüßt und dafür 1 · 2, 3 · 4, 13 · 14 gewonnen.

Viel weniger wahrscheinlich ist, daß 11 · 12 oder 9 · 10 aus <sup>h</sup>*Hookeri* auf *albicans* übergeht, weil hierzu 3 non-disjunctions nötig wären, was zu der Häufigkeit der Mutante schlecht paßt:

*albicans*: 8 · 9 10 · 12 12 · 11 11 · 13 2 · 1 4 · 3 3 · 6 5 · 7  
<sup>h</sup>*Hookeri*: 7 · 8 9 · 10 13 · 14 14 · 2 1 · 4 6 · 5 (b)

*albicans*: 8 · 9 9 · 10 10 · 12 11 · 13 2 · 1 4 · 3 3 · 6 5 · 7  
<sup>h</sup>*Hookeri*: 7 · 8 12 · 11 13 · 14 14 · 2 1 · 4 6 · 5 (c)

Lassen wir aber die linke non-disjunction um 2 weitere Glieder nach links rücken als in (a), so daß zwischen den 2 Störungsstellen 5 Glieder liegen (vgl. oben S. 11), so treten 4 *Hookeri*-Chromosomen in den gemischten *albicans*-Komplex ein statt, wie beobachtet, 3:

*albicans*: 8 · 9 10 · 12 12 · 11 13 · 14 2 · 1 4 · 3 3 · 6 5 · 7  
<sup>h</sup>*Hookeri*: 9 · 10 11 · 13 14 · 2 1 · 4 6 · 5 7 · 8. (d)

Eine solche Mutante, deren 8-gliedriger Komplex zu gleichen Teilen aus *albicans*- und *Hookeri*-Elementen aufgebaut wäre, könnte wohl noch gefunden werden. Für die Mutante *lonche* kann die Formel (a) als recht wahrscheinlich gelten. Die weitgehende Ähnlichkeit der Trisomischen mit *Oe. Hookeri* ist verständlich, wenn wir erfahren, daß 3 <sup>h</sup>*Hookeri*-Chromosomen im Tausch gegen 2 *albicans*-Elemente in *albicans* übernommen sind. Verdoppelt sind in dem 8-chromosomigen Komplex wieder 2 Enden, 13 und 3. Kompensiert sind zwei ausgeschiedene *albicans*-Chromosomen: 1 · 4 durch 1 · 2 und 4 · 3, 2 · 14 durch 2 · 1 und 14 · 13. 10 · 31 ist das überzählige Chromosom der Mutante *scintillans*, der die *lonche* vor allem als Keimpflanze recht ähnlich sieht.

Von der Diakinesekonfiguration der normalen *Oe. biennis*:

*albicans*: < 1 · 4 9 · 8 14 · 2 > < 3 · 6 5 · 7 12 · 10 13 · 11  
*rubens*: < 4 · 9 8 · 14 2 · 1 > < 6 · 5 7 · 12 10 · 13 11 · 3 >

ist in der *biennis lonche* der 8-gliedrige Ring möglich, der 6-gliedrige wäre daneben ersetzt durch die Gruppen

3 · 4 9 · 8 14 · 13 < 1 · 2  
 4 · 9 8 · 14 < 1 · 2 >

Wenn aber 13 · 14 statt 13 · 11 in die Gruppe eindringt, die zum 8er-Ring werden könnte, so kann ein 11-gliedriger Ring neben einem offenen Paar entstehen:

$\langle \begin{matrix} 3 \cdot 6 & 5 \cdot 7 & 12 \cdot 10 & 13 \cdot 14 & 8 \cdot 9 & 4 \cdot 3 \\ 6 \cdot 5 & 7 \cdot 12 & 10 \cdot 13 & 14 \cdot 8 & 9 \cdot 4 \end{matrix} \rangle \begin{matrix} 11 \cdot 13 \\ 3 \cdot 11 \end{matrix} \langle \begin{matrix} 1 \cdot 2 \\ 1 \cdot 2 \end{matrix} \rangle$

Oder statt des Ringschlusses zwischen  $3 \cdot 6$  und  $4 \cdot 3$  kann die 11er-Kette sich um 2 weitere Glieder verlängern. Diese Konfiguration, eine offene Kette von 13 Gliedern und ein Ringpaar ( $2 \times 1 \cdot 2$ ), wurde gewöhnlich gefunden, andere Konfigurationen waren in dem spärlichen Material fraglich.

Bei der *albihookeri lonche* wurde, bevor die Formel ermittelt war, eine ziemlich frühe Diakinese beobachtet, in der an beiden Enden der offenen 9er-Kette je ein geschlossenes Paar angeheftet war, das 3. Paar war frei. Das Bild ist jetzt verständlich:

*albicans lonche*:  $\langle \begin{matrix} 1 \cdot 2 \\ 1 \cdot 2 \end{matrix} \rangle \langle \begin{matrix} 4 \cdot 3 \\ 4 \cdot 3 \end{matrix} \rangle 3 \cdot 6 \quad 5 \cdot 7 \quad 8 \cdot 9 \quad 10 \cdot 12 \quad 11 \cdot 13 \quad 13 \cdot 14$   
*<sup>h</sup>Hookeri*:  $\langle \begin{matrix} 1 \cdot 2 \\ 1 \cdot 2 \end{matrix} \rangle \langle \begin{matrix} 4 \cdot 3 \\ 4 \cdot 3 \end{matrix} \rangle 6 \cdot 5 \quad 7 \cdot 8 \quad 9 \cdot 10 \quad 12 \cdot 11 \quad \langle \begin{matrix} 13 \cdot 14 \\ 13 \cdot 14 \end{matrix} \rangle$

Abgesehen von der Gestaltung der Blattspitze ist *lonche* der *glossa* ähnlich, und die Formeln sind sogar fast identisch: 7 Chromosomen, von  $1 \cdot 2$  bis  $11 \cdot 13$ , stimmen überein, das 8. ist bei *glossa*  $2 \cdot 14$ , bei *lonche*  $13 \cdot 14$ . Verdoppelt sind bei *glossa* die Enden 3 und 7, bei *lonche* 3 und 13. Daß das 13-Ende einen Schmalblattfaktor enthält, wird jetzt, wenn wir die Erfahrungen an *flaviflexa* und *velutiflexa* hinzunehmen, wahrscheinlich. Das Chromosom  $11 \cdot 13$  trägt in *albicans* und vollends in *flectens* Gene, die das Blatt verschmälern (RENNER 1933, S. 240; 1942, S. 124, 192; 1944, S. 415), und wenn diese Wirkung dem 13-Ende zukommt, mag dieses auch in *<sup>h</sup>Hookeri* und in *velans* ein ähnliches Allel enthalten.

## Allgemeines.

### 1. Vorkommen der Trisomischen.

Bei den homozygotischen Arten *Oe. Hookeri*, *franciscana*, *purpurata* habe ich Trisomische nie zu sehen bekommen, und auch andere Beobachter berichten nicht davon; nur aus Bastarden sind öfter 15-chromosomige *Hookeri*-Individuen hervorgegangen (auch in den Kulturen von OEHLKERS). Allerdings ist zu bedenken, daß bis jetzt diese Arten von niemand in größerem Maßstab gezüchtet wurden. Die meisten trisomischen Mutanten sind von *Oe. Lamarckiana* bekannt. Das rührt in erster Linie davon her, daß von der Art ungezählte Tausende von Individuen aufgezogen worden sind, zum anderen aber vielleicht doch von einer wirklich leichteren Störbarkeit der Meiose. An 2. Stelle dürfte *Oe. suaveolens* stehen. Beide Arten sind wohl verhältnismäßig jung und noch nicht so ausgeglichen wie die älteren. Im ganzen sind die Trisomischen nicht so häufig, wie man nach den Bildern der Meiose erwarten möchte. Aber wir kennen die Meiose im wesentlichen von der Bildung des Pollens, in dem die 8-chromosomigen Gonen so gut wie immer ausfallen, und die Embryosackmutterzellen müssen sich nicht notwendig genau ebenso verhalten; daß kein grundsätzlicher Unterschied besteht, hat HÅKANSSON (1928, S. 142) ermittelt, doch in einem in mehr als einer Hinsicht eigentümlichen Fall, bei *Oe. Fl. p-rubivelutina*, hat G. HERZOG (S. 415, 419) in den Embryosackmutterzellen sogar mehr Teilungen nach  $8 : 6$  gefunden als in den Pollenmutterzellen (42,3% gegen 13,8%). Außerdem mag manche trisomische Kombination für die Erhaltung zu unharmonisch sein.

### 2. Die Entstehung der 8-chromosomigen Keimzellen.

Aus diploiden Formen unmittelbar sind hervorgegangen die additiv Trisomischen *tripus*, *lata*, *dependens*, *scintillans*, *cana*, *incana*, *serpentina* und die



kompensiert Trisomischen *mira*, *paraglossa* und *lonche*. Aus primär additiv entstandenen Trisomischen gingen hervor: die neue additive Mutante *macilenta*, in der Nachkommenschaft von *dependens*; aus der *macilenta* wieder rückwärts die *dependens*; die kompensiert Trisomischen: *mira* (aus *dependens* und *cana*), *candicans* (aus *cana*), *glossa* (aus *scintillans*). Durch reguläre Umkombination ohne Störung der Zickzackkette entsteht die *mira* aus der *M-dependens*; für die Entstehung von *mira* aus *cana*, von *candicans* aus *cana*, von *glossa* aus *scintillans* ist jeweils eine einzige non-disjunction nötig, statt zweimaligen Nichttrennens wie bei den Normalformen. Die Häufigkeit des Auftretens neuer 8-chromosomiger Kombinationen in 15-chromosomigen Individuen dürfte davon herühren, daß in den Trisomischen immer offene Ketten vorkommen, an deren Enden besonders leicht zwei benachbarte Glieder zum selben Pol gezogen werden.

Daß alle theoretisch möglichen disomischen Kombinationen in den Embryosäcken und alle möglichen trisomischen Kombinationen in den Zygoten gleich lebensfähig sind, ist nicht anzunehmen. Auffällig ist die Bevorzugung des 3-Endes in den beobachteten Mutanten: *dependens* hat  $3 \cdot 11$ , *cana*  $3 \cdot 4$ , *macilenta*  $3 \cdot 2$ , *glossa*  $3 \cdot 4 (+ 6 \cdot 7)$ , *lonche*  $3 \cdot 4 (+ 1 \cdot 2 + 13 \cdot 14)$ . Ob das von der besonderen Wahrscheinlichkeit der Entstehung herrührt (vgl. RENNER 1940, S. 291) oder von der bevorzugten Lebensfähigkeit, ist nicht zu entscheiden.

### 3. Wüchsigkeit und Fruchtbarkeit.

Die trisomischen Mutanten sind samt und sonders in der *Wüchsigkeit* geschwächt gegenüber den Normalformen. Sie wachsen von Anfang an langsamer und werden deshalb leicht unterdrückt, die Blätter sind meist kleiner, die Rosetten neigen zum Sitzenbleiben und wintern leicht aus. Die Stengel sind gewöhnlich dünn und wenig verzweigt, meist niedrig; hoch, aber überschlang ist mut. *cana*. Die Blüten sind immer kleiner (vgl. z. B. HERZOG, S. 408, Fig. 28 und 29 für *scintillans* und *incana*); das Hypanthium ist auf die Hälfte verkürzt bei den *scintillans*-Formen, bei *Oe. Lamarckiana macilenta* (HERZOG, Fig. 18 und 20), noch mehr bei *rubivelutina tripus* (RENNER 1943, S. 226).

Am meisten leidet unter der Disharmonie der genetischen Konstitution, wie gewöhnlich, das Fortpflanzungssystem. Die *Samenanlagen* können schon äußerlich großenteils verbildet, verkrümmt, in der Orientierung gestört sein, wie bei *Oe. Lamarckiana cana* und *candicans* (HERZOG, S. 417, Fig. 32, 33). Die reifen Früchte sind meist klein und enthalten auch unter den günstigsten Bedingungen, d. h. nach spontaner Bestäubung bei gutem Wetter, nicht einige hundert ausgebildete Samen wie bei den Normalformen, sondern viel weniger: etwa 80 bei *Oe. biennis scintillans*, 5 bei *Oe. Lamarckiana cana*, 10 bei *Oe. Lamarckiana macilenta*, 6 bei *Oe. biennis lonche*. Die Zahl der Samenanlagen ist oft normal, sie kann verringert sein wie bei *Oe. biennis scintillans* und ihren Abkömmlingen (in je 5 Früchten von 2943 auf 2118, also um 28%), sie kann erhöht sein wie bei *Oe. Lamarckiana cana* und *candicans*, deren Plazenten hypertrophiert sind (HERZOG, S. 417). Auffallend verlängert sind die Fruchtknoten bei *Oe. biennis incana* und ihren Derivaten, und dem entspricht eine Vermehrung der Samenanlagen um 18% (in je 5 Früchten von 2937 auf 3489). Die Degeneration der Makrosporen, die trotz hoher Zahl zu so schlechtem Samenantritt führt, erfolgt in einem und demselben Fruchtknoten auf den verschiedensten Stadien

zwischen der Embryosackmutterzelle und dem fertigen Embryosack, und noch völlig ausgebildete Embryosäcke können zu einem großen Teil verfallen (HERZOG, S. 417f.).

Die *Antheren* sind oft dünn, wenn auch wohl nirgends sonst so zart wie bei *Oe. biennis scintillans* (HERZOG, Fig. 15). Die tauglichen Pollenkörner sind meist spärlich, mitunter so sehr, daß mit dem eigenen Blütenstaub kaum Samenanatz zu erzielen ist. Völlig steril sind die Antheren bei *Oe. Lamarckiana lata*, wie schon DE VRIES berichtet, und ebenso bei den aus ihr gewonnenen *lata*-Formen nach CATCHESIDE (1937, S. 566). Auch wo der Pollen verhältnismäßig gut ist, kommen fast nie 8-chromosomige Pollenkörner zur Befruchtung (seltene Ausnahmen bei RENNER 1940, S. 257). Auf welchem Stadium die männlichen Haplonten mit überzähligem Chromosom gehemmt zu werden pflegen, ist nicht bekannt. Bei *Oe. Lamarckiana macilenta* wurden in der ersten Pollenkornmitose einige Male 8 Chromosomen gefunden (HERZOG, S. 423); aber ob solche Pollenkörner noch keimen und auch die zweite Mitose ausführen können, ist nicht untersucht. Geplatzte Pollenschläuche, wie sie bei *Datura* beschrieben sind wurden im Griffel der *tris. macilenta* nicht beobachtet, nur Hemmung zahlreicher Schläuche.. \*

#### 4. Gonenkonkurrenz.

Bei *Oe. biennis scintillans* wurden in 7 Familien aus der Nachkommenschaft geeigneter Kreuzungen 208 normale und 178 8-chromosomige *albicans*-Embryosäcke befruchtet, dazu einige Prozent *rubens*-Embryosäcke, etwa gleichviel mit 7 und 8 Chromosomen. Das Überzählige, das aus *rubens* stammt, scheint hier also öfter mit *rubens* als mit *albicans* gegangen zu sein, und *albicans* ist wie bei den meisten *biennis*-Sippen dem *rubens* bei der Embryosackbildung weit überlegen.

In *Oe. Lamarckiana dependens* sind zwei wirklich aktive Komplexe zugegen. Die gefundenen Zahlen sind in Tabelle I aufgeführt.

Die Teilung findet also häufiger nach *gaudens* 7: *velans* 8 statt als

Tabelle I.

	<i>gaudens</i> 7	<i>velans</i> 8	<i>velans</i> 7	<i>gaudens</i> 8
a	24	58	47	3
b	27	29	17	7
c		23	21	
d	29			6
a + b	51	87	64	10; Summe 212
a + b	24%	41%	30%	5%

umgekehrt, im Verhältnis von 65:35. 7-chromosomiges *velans* ist dem 8-chromosomigen *gaudens* im Verhältnis 30:5 oder 6:1 überlegen, 8-chromosomiges *velans* dem 7-chromosomigen *gaudens* im Verhältnis 41:24 oder 1,7:1. Das zweite Verhältnis ist ungefähr das bei normaler *Oe. Lamarckiana*, *velans* leidet also durch die Angliederung des ihm fremden Chromosoms nicht in seiner Konkurrenzfähigkeit. Das erste Verhältnis wird wohl dadurch so extrem, daß *gaudens* durch das überzählige Chromosom, das ja aus *gaudens* stammt, gehemmt wird.

#### 5. Polarisierung der Embryosackmutterzelle?

Bei 15-chromosomigen Formen scheinen die Bedingungen für eine Polarisierung der Reduktionsteilung am ehesten gegeben, in dem Sinn, daß das überzählige Chromosom vorzugsweise dem mikropylaren oder vorzugsweise dem



chalazalen Pol zugeteilt würde. Die Frage ist hier auch durch unmittelbare Beobachtung sicher zu entscheiden, anders als bei den normalen 14-chromosomigen Formen, bei denen nur das Züchtungsexperiment im Verein mit entwicklungsgeschichtlichen Studien Anhaltspunkte gibt (vgl. RENNER 1940a).

Wie immer bei den Samenanlagen, müssen wir uns mit bescheidenen Zahlen begnügen. Folgendes Material steht bis jetzt zur Verfügung (HERZOG, S. 472).

Tabelle 2.

	8 Chromosomen zur Mikropyle	8 Chromosomen zur Chalaza	Zusammen
<i>Oe. Lamarckiana-candicans</i> . . . . .	6	5	11
<i>Oe. bienn.-incana</i> . . . . .	9	10	19
<i>Oe. Fl p-rubivel. dependens</i> . . . . .	14	9	23
	29	24	53

Die Zuteilung des 8. Chromosoms erfolgt also nach dem Zufall.



Abb. 9. *Oe. rubivelutina* mut. *lata*, links mit 15 Chromosomen, rechts *hemigigas*, beide aus *rubivelutina* tris. *lata* × *biennis*. 36/273, 8. August.

#### 6. Trisomische als neue Arten?

Die kompensiert Trisomischen, die durch unvermeidbare Störungen der Meiose vor allem in frischen Bastarden gelegentlich entstehen, könnten wohl

zu konstanten, extrem heterozygoten Biotypen werden, deren Eizellen ein Chromosom mehr besitzen als die Pollenkörner; in viel extremerem Sinn kennen wir ein solches Verhalten bei den *canina*-Rosen. Wenn ein derartiger 15-chromosomiger Typus bei Befruchtung innerhalb der Eltersippe auftritt, ist die Komplexheterozygotie dadurch abgeschwächt, daß mindestens 2 Paare identischer Chromosomen zugegen sind; bei *Oe. albihookeri lonche* sind es 3 Paare, die höchste mögliche Zahl ist 4. Bei Verbindung mit einem geeigneten artfremden Pollenkomplex wird aber auch das vermieden, und die Heterozygotie wäre über das bei den 14-chromosomigen Formen mit einem 14er-Ring gegebene Maß hinaus gesteigert; häufige Störung der Meiose ließe sich bei einer solchen Konstitution freilich schwer umgehen. Bis jetzt ist noch keine kompensiert trisomische Form gefunden, die auf Grund ihrer Wüchsigkeit und Fruchtbarkeit den 14-chromosomigen Arten im Wettbewerb gewachsen wäre.

### 7. Triploide aus Trisomischen.

In der Nachkommenschaft einer *Oe. rubivelutina lata* ist mir ein *hemigigas*-Individuum begegnet, das wohl 22 Chromosomen besaß; es trug die *lata*-Charaktere deutlich zur Schau (Abb. 9). Ähnliches beobachtete CATCHESIDE (1937, S. 574b) an zwei  $[3n+1]$ -Nachkommen aus Kreuzungen der *Oe. Lamarckiana lata*. Das Überzählige beeinflußt also den Habitus in charakteristischer Weise auch dann, wenn es mit drei normalen Genomen zusammenwirkt.

### Zusammenfassung.

Die bis jetzt genauer analysierten 15-chromosomigen Mutanten von *Oe. Lamarckiana*, *Oe. biennis* und einigen anderen Formen werden zusammengestellt.

Die isotrisomische Mutante *tripus* (mit drei 1·2-Chromosomen) ist bei einer abgeleiteten *Oe. Lamarckiana* gefunden. Alle anderen beschriebenen Mutanten sind anisotrisomisch.

Von einfach additiven, dimorphen Trisomischen werden aufgeführt *Oe. Lamarckiana lata*, *biennis lata*, *suaveolens lata* (mit dem überzähligen Chromosom 5·6); *Lamarckiana dependens*, *biennis dependens*, *rubricaulis dependens* (mit 3·11); *Lamarckiana scintillans* und *biennis scintillans* (mit 10·13); *Lamarckiana cana* (mit 3·4); *M-Lamarckiana macilentia* (mit 2·3); *biennis incana* (mit 4·9).

Von kompensierten, monomorphen Trisomischen waren schon bekannt: *M-Lamarckiana mira* (in *velans* mit 2·3 + 1·11—1·2); *Lamarckiana candicans* (in *gaudens* mit 1·2 + 3·4—3·2); *albilaeta glossa*  $\alpha$  (in *albicans* mit 1·2 + 3·4—1·4, dazu mit 12·10 und 13·11).

Neu beschriebene kompensierte Typen sind: *albilaeta glossa*  $\beta$  (in *albicans* mit 1·2 + 3·4—1·4, dazu mit 10·13 und 11·12); *hookerirubata paraglossa*, mit einem <sup>h</sup>*Hookeri*-Komplex, in dem ein *Hookeri*-Chromosom fehlt und durch 2 *albicans*-Chromosomen ersetzt ist; *albihookeri lonche* mit einem *albicans*-Komplex, in dem 1·4 und 2·14 fehlen und durch 1·2, 3·4, 13·14 aus *Hookeri* ersetzt sind.

Polarisierung der Reduktionsspindel in der Embryosackmutterzelle, in dem Sinn, daß das überzählige Chromosom vorzugsweise einem bestimmten Pol zugeteilt würde, ist nicht beobachtet.



Pollenkörner mit 8 Chromosomen können die Mitose noch ausführen, werden aber so gut wie niemals aktiv.

Für die Artbildung in der Gattung bedeuten die trisomischen Mutanten nichts, auch die konstanten kompensierten, weil sie den normalen Formen an Lebensfähigkeit nicht gewachsen sind.

### Belege<sup>1</sup>.

2815. *velutirubata lata* (aus 35/236: *Lamarckiana* × *rubiflexa*) (1) spontan bestäubt: 33 Pflanzen, davon 7 *lata*, auch *velutirubata lata*. 36/272. — Mit eigenem Pollen nicht angegangen.
2816. Dieselbe × *biennis* München: 6 *velutirubata*, davon 4 normal, 1 *lata*, 1 *hemigigas lata* (Abb. 9). 36/273.
2817. *P-albilaeta glossa* F<sub>2</sub> (aus 40/65: 1943 Nr. 1725) großblütig selbst: 6 *glossa* gleichförmig, reich blühend, grob getupft, mit 4-kantigen, leicht rotstreifigen Knospen. 43/86.
2818. Dieselbe × *suaveolens*: 10 *gaudens* · *flavens*, normal (Diak. 12, 2); 4 *albiflava glossa*, Blätter breit, zungenförmig (Diak. 4, 2, 9, oder 4, 2, 6, 3). 44/87.
2819. *albilaeta dependens* (aus 41/35: *r-albilaeta* F<sub>2</sub> selbst, 1943 Nr. 1702) (1) spontan bestäubt: 30 Pflanzen, davon 4 *albilaeta dependens*, teils *m* teils *M*, 1 *albivelutina dependens*, die übrigen verschiedene nicht trisomische Typen. 43/45.
2820. *m-albilaeta dependens* (aus voriger, 43/45) selbst: 17 *albilaeta*, davon 12 normal, 5 *dependens*. 44/77. Diak.
2821. *albivelutina dependens* (aus 43/45 wie vorige) (1) selbst: 20 *albivelutina*, teilweise *dependens*. 44/78. Diak.
2822. *albihookeri* (aus *biennis cruciata* × *Hookeri*) F<sub>1</sub> × *biennis sulfurea*: mehr als 150 *PS-hookerirubata* normal; 1 *p<sup>h</sup>Hookeri* · *rubens* (Crossover); 2 *biennis sulfurea* normal; 1 *hemigigas*, <sup>h</sup>*Hookeri* · [*albicans* + *rubens*]; 4 *hookerirubata paraglossa*, schlank, mit steilen Ästen, blaßgelben (doch nicht *sulfurea*-) Blüten. Diak. 11, 2, 2. 42/38.
2823. *albihookeri* großblütig × *biennis* München: 51 *hookerirubata* typisch; 5 *biennis* typisch; 2 *P-biennis* (Crossovers); 3 *hookerirubata paraglossa* (Diak. bei 2 Individuen 11, 2, 2); 1 Rosette wie *biennis lonche*; 2 weitere Abweicher. 44/115.
2824. *albihookeri* × *biennis cruciata*: 66 *hookerirubata* typisch; 1 *biennis cruciata* typisch; 1 *hookerirubata paraglossa* (Diak. 11, 2, 2). 44/207.
2825. *hookerirubata paraglossa* (aus 42/38) selbst: 44 gleichförmig *glossa*-artig, 25 r, 16 R, Spaltung nach Sp—sp nicht vermerkt, 10 erst 2-jährig blühend. 44/83.
2826. *hookerirubata paraglossa* (aus 42/38) 2jährig × *Hookeri* Standard: 51 Pflanzen, schon die Kotyledonen länger als normal, im Beet die Blätter lang, schmal, zungenförmig, gewellt, teils R mit fast ganz roten, teils r mit rotbraunstreifigen Knospen. Diak. 6 × 2, 3. 44/89.
2827. *hookerilaeta paraglossa* (aus 42/37: *albihookeri* × *Lamarck. subcruciata*, 1943, Nr. 1699, dort als *albilaeta glossa* bezeichnet) (1) selbst: 8 wie die Mutter, *glossa*-artig, kleinblütig. 43/109.
2828. *hookerilaeta paraglossa* F<sub>2</sub> (aus voriger, 43/109) × *pil-albivelutina* (aus 43/33): 50 Pflanzen, teils *gaudens* · *velans* kräftig; teils *laetihookeri paraglossa*, mit schmalen zungenförmigen Blättern, nicht *pil pil*. 44/88.
2829. *albihookeri* (aus 41/61; *biennis cruciata* × *Hookeri*) selbst: 104 *PP-Hookeri*; 11 *pP-albihookeri* normal; 2 *PP-albihookeri* (Crossovers); 2 *pP-Hookeri* (Crossovers); 7 *albihookeri tris. lonche*, schmalblättrig; 1 *albihookeri hemigigas*. 42/36.
2830. *albihookeri lonche* (aus voriger, 42/36) kleinblütig selbst: 36 *Hookeri* normal; 6 *albihookeri lonche*. 43/186. Diak.
2831. *albihookeri lonche* (aus 42/36) kleinblütig × *Hookeri* Standard: 23 *Hookeri* normal, davon 12 groß- und 11 kleinblütig; 9 schmalblättrig wie *lonche*, davon 6 blühend als *albihookeri lonche*. 43/183.

<sup>1</sup> Die Nummern der Belege schließen an die der Arbeit von 1944 an.

2832. *biennis cruciata*  $\times$  *albihookeri lonche* (aus 42/36): 27 *albihookeri* normal. 43/187.  
 2833. *albihookeri* (aus 42/39: *biennis cruciata*  $\times$  *albihookeri* F<sub>1</sub>) großblütig  $\times$  *biennis cruciata*: 116 *hookerirubata* normal; 1 *biennis* normal; 6 *lonche*-Rosetten, davon 1 2jährig blühend, *albirubata lonche*, Diak. 13, 2. 43/177.  
 2834. *albirubata lonche* (aus voriger, 43/177) (1) selbst und  $\times$  *biennis sulfurea*: wenige Samen aus kleinen Früchten schlecht gekeimt, nur 3 typische *lonche*-Rosetten wie die Mutter, bleiben im Topf. 46/82.

### Literatur.

BAERECHE, MARIE-LUISE: Zur Genetik und Cytologie von *Oenothera amrophila* usw. Flora (Jena) 138, 57 (1944). — BLAKESLEE: New Jimson weeds from old chromosomes. J. Hered. (Am.) 25, 81 (1934). — CATCHESIDE: Chromosome configurations in trisomic *Oenotheras*. Genetica (Nd.) 15, 177 (1933). — Origin, nature and breeding behaviour of *Oe. Lamarckiana* trisomics. J. Genet. 33, 1 (1936). — The extra chromosome of *Oe. Lamarckiana lata*. Genetics (Am.) 22, 564 (1937). — CLELAND u. OELHKERS: Erblichkeit und Zytologie verschiedener *Oenotheren* und ihrer Kreuzungen. Jb. Bot. 73, 1 (1930). — EMERSON, ST.: The trisomic derivatives of *Oe. Lamarckiana*. Genetics (Am.) 21, 200 (1936). — FORD, C. F.: Non-disjunction in *Oenothera* and the genesis of trisomics. J. Genet. 33, 275 (1936). — H. KANSSON: Über das Verhalten der Chromosomen bei der heterotypischen Teilung schwedischer *Oe. Lamarckiana* und einiger ihrer Mutanten und Bastarde. Hereditas (Schwd.) 8, 255 (1926/27). — Die Reduktionsteilung in den Samenanlagen einiger *Oenotheren*. Hereditas (Schwd.) 11, 129 (1928). — Zur Zytologie trisomischer Mutanten aus *Oe. Lamarckiana*. Hereditas (Schwd.) 14, 1 (1930). — HERZOG, GUDRUN: Genetische und zytologische Untersuchungen über 15-chromosomige Mutanten von *Oe. biennis* und *Oe. Lamarckiana*. Flora (Jena) 134, 377 (1940). — OVEREEM, C. VAN: Über Formen mit abweichenden Chromosomenzahlen bei *Oenothera*. Beih. Bot. Zbl. 38, 73 (1921); 39, 1 (1922). — RENNER: Versuche über die genetische Konstitution der *Oenotheren*. Z. Vererbungslehre 18, 121 (1917). — Zur Kenntnis der Letalfaktoren und des Koppelungswechsels der *Oenotheren*. Flora (Jena) 127, 215 (1933). — Zur Kenntnis der 15-chromosomigen Mutanten von *Oe. Lamarckiana*. Flora (Jena) 134, 257 (1940). — Über das Crossing-over bei *Oenothera*. Flora (Jena) 136, 117 (1942). — Die Variabilität der *Oe. biennis* L. Mitt. thür. bot. Ver., N.F. 50, 14 (1943a). — Kurze Mitteilungen über *Oenothera*. VI. Über die 15-chromosomigen Mutanten *dependens*, *incana*, *scintillans*, *glossa*, *tripus*. Flora (Jena) 137, 216 (1943b). — Zur Kenntnis des Pollenkomplexes *flectens* der *Oe. atrovirens*. Z. Vererbungslehre 81, 391 (1944). — DE VRIES: Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913. — New dimorphic mutants of the *Oenotheras*. Bot. Gaz. 62, 149 (1916). — Mutants of *Oe. suaveolens*. Genetics (Am.) 3, 1 (1918). — Die latente Mutabilität von *Oe. biennis*. Z. Vererbungslehre 38, 141 (1925).

Professor Dr. O. RENNER, (13 b) München 38,  
 Botanische Staatsanstalten, Menzingerstr. 67.



Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

## DIFFERENZEN IN DER KEIMUNGSGESCHWINDIGKEIT ZWISCHEN GENETISCH VERSCHIEDENEN PFLANZEN IN BASTARDNACHKOMMENSCHAFTEN.

Von

CORNELIA HARTE.

(Eingegangen am 20. Oktober 1948.)

### A. Einleitung.

Das Vorkommen von Differenzen in der Keimungs- und Entwicklungsgeschwindigkeit zwischen verschiedenen Rassen einer Art ist eine allgemein bekannte Erscheinung. Die bestehenden Unterschiede wurden vielfach als genetisch bedingt aufgewiesen. Besonders deutlich wird dies, wenn innerhalb einer Bastardnachkommenschaft eine Aufspaltung nach verschiedener Keimdauer, Blütezeit, früher und später Samenreife und ähnlichen Eigenschaften eintritt. Zur Beobachtung gelangen aber fast nur Unterschiede, die durch ihre Größe eine eindeutige Klassifizierung der Pflanzen in Früh- und Spätentwickler ermöglichen. Geringere Differenzen werden meist nicht erfaßt. Ihre genetische Untersuchung ist aber möglich auf Grund folgender Überlegungen.

Wie jede biologische Eigenschaft besitzt auch die Entwicklungsgeschwindigkeit eine größere oder kleinere Variationsbreite, innerhalb der die Unterschiede durch zufällige oder unkontrollierbare äußere Einwirkungen zustande kommen. Wenn zwischen 2 Formen die genetisch bedingten Differenzen der Entwicklungsgeschwindigkeit nur gering sind, ist zu erwarten, daß sich die beiden Variationsbereiche überschneiden. Tritt in einer Aufzucht eine Spaltung nach 2 derartig verschiedenen Formen ein, so kann es dabei im Hinblick auf die Zeitdauer des untersuchten Vorganges zu einer zweigipfligen Häufigkeitskurve kommen, oder es findet sich als einziges Anzeichen der vorhandenen Differenzen eine ungewöhnlich große Streuung. Damit wird die Spaltung nicht mehr ohne weiteres erkennbar, wenn nicht von sehr vielen Einzelpflanzen Nachkommenschaften aufgezogen und in bezug auf ihre Entwicklungsgeschwindigkeit kontrolliert und verglichen werden. An spaltenden Aufzuchten kann aber das Vorhandensein von genetischen Differenzen der Entwicklungsgeschwindigkeit direkt konstatiert werden, wenn die Anlage für diese Differenzen mit der Anlage für ein sichtbares Merkmal identisch oder mit einer solchen eng gekoppelt ist. Wenn hierbei die Aufzucht nicht als eine Einheit behandelt wird, sondern Früh- und Spätentwickler getrennt von der Hauptmasse betrachtet werden, so muß sich an den Unterschieden in der genetischen Konstitution dieser Gruppen feststellen lassen, ob Früh- und Spätkeimer genetisch identisch sind oder ob die gefundene große Variationsbreite auf der Überschneidung zweier Kurven der Entwicklungsgeschwindigkeit beruht.

Nach dieser Methode der getrennten Behandlung von Früh- und Spätkeimern sollen im folgenden einige Nachkommenschaften von *Oenothera*-Bastarden

untersucht werden. Das Material wurde bereits an anderer Stelle ausführlich beschrieben und genetisch-zytologisch ausgewertet (HARTE 1948). Für die Erklärung der auftretenden Spaltungen sei daher auf diese Darstellung verwiesen.

### B. Material und Methode.

Für die Untersuchung verwendet wurden die durch Selbstung gewonnenen Nachkommenschaften ( $F_2$ -Generationen) von *Oenothera*-Bastarden, insbesondere die folgenden Kreuzungen:

Nr.	Kreuzung	Kreuzungstyp	Aufzuchtjahr
1938/174	<i>Oe. (Hookeri sulfurea</i> $\times$ <i>Lamarckiana brevistylis</i> Freiburg) <i><sup>h</sup>Hookeri · velans</i> /selbst . . . . .	$F_2$	1942
1939/173	<i>Oe. (Hookeri</i> $\times$ <i>strigosa</i> ) <i><sup>h</sup>Hookeri · stringens</i> /selbst . . . .	$F_2$	1942
1940/98	<i>Oe. (Hookeri sulfurea</i> $\times$ <i>strigosa</i> ) <i><sup>h</sup>Hookeri · stringens</i> /selbst	$F_2$	1942
1942/199	<i>Oe. (Lamarckiana</i> RENNER $\times$ <i>suaveolens sulfurea</i> ) <i>velans · flavens</i> /selbst . . . . .	$F_2$	1943
1942/225	<i>Oe. (suaveolens sulfurea</i> $\times$ <i>Hookeri</i> ) <i>flavens · <sup>h</sup>Hookeri</i> /selbst . . . . .	$F_2$	1943
1942/229	<i>Oe. (suaveolens sulfurea</i> $\times$ <i>franciscana</i> DE VRIES) <i>flavens · <sup>h</sup>franciscana</i> /selbst . . . . .	$F_2$	1943

Die Samen wurden nach der von RENNER (1925) für *Oenothera* eingeführten Methode in Petrischalen ausgesät und diese in einen warmen Keimkasten ins Gewächshaus gestellt (25—30° C). Der Verlauf der Keimung war meist so, daß 3—5 Tage nach der Aussaat auf einmal eine große Menge Keimlinge auftraten, der in den folgenden Tagen eine schnell kleiner werdende Anzahl folgte. Wenn einen Tag lang keine neuen Keimlinge aufgetreten waren und nach der Anzahl der ausgelegten Samen vermutet werden mußte, daß noch eine größere Menge von keimhaltigen Samen vorhanden sei, wurde ein Temperaturschock angewendet, wie von RENNER (1925) beschrieben, nur mit größeren Differenzen (über Nacht im Freien bei Frost bis zu —10° C, dann wieder in den warmen Kasten). Dies wirkte regelmäßig keimungsauslösend und brachte nach 1—2 Tagen eine größere Menge an Keimlingen. Bei erneutem Nachlassen der Keimungstätigkeit wurde der Schock wiederholt. Wenn eine Woche lang, trotz wiederholtem Schock, keine neuen Samen gekeimt waren, was meist nach etwa 4 Wochen der Fall war, wurde der Versuch abgebrochen und unter den restlichen Samen die keimhaltigen und tauben bestimmt. Die Keimlinge wurden täglich, oder bei geringer Menge jeden 2. Tag, in Holzkisten pikiert, und zwar jeweils die größten zuerst. Die Kisten einer Kreuzung erhielten fortlaufende Nummern. Beim Auspflanzen wurde die Reihenfolge der Kisten eingehalten, jedoch nicht die der Rosetten einer Kiste. Die Stelle des Beetes, an der die Pflanzen der letzten Kiste, also die extremen Spätkeimer, standen, wurde besonders markiert. Am Anfang eines jeden Versuchsbeetes befanden sich demnach die Frühkeimer, am Ende die Spätkeimer, die erst nach wiederholtem Schock gekeimt waren. Die Auszählung der Pflanzen nach den verschiedenen Merkmalen erfolgte in der Reihenfolge des Auspflanzens. Jede Abweichung davon wurde protokolliert, so daß auch nachträglich noch von jedem Phänotyp die Häufigkeit unter den Früh- und Spätkeimern festzustellen war. Die Art der Protokollführung ist in der obengenannten Veröffentlichung beschrieben. Beim Vergleich der Zahlen der gekeimten und der endgültig ausgezählten Pflanzen ist zu beachten, daß in den einzelnen Kreuzungen unterschiedliche Mengen von Jungpflanzen auf Grund ihrer genetischen Konstitution ausfallen, nämlich die Knirpse in den *stringens*- und Sichelblättrige in *velans*-Kreuzungen, die hier nur dann berücksichtigt wurden, wenn ihre Häufigkeit unter den Früh- und Spätkeimern getrennt ausgezählt wurde.

Wenn die in den untersuchten, spaltenden  $F_2$ -Aufzuchten auftretenden verschiedenen Typen alle gleich keimfähig sind, sollte ihre relative Häufigkeit am Anfang und Ende eines jeden Versuchsbeetes gleich sein. Genetische Differenzen zwischen Früh- und Spätkeimern, die sich auf sichtbare Merkmale beziehen,



müssen sich dagegen durch Unterschiede in der relativen Häufigkeit der einzelnen Merkmalsausprägungen zwischen den beiden Gruppen bemerkbar machen. Für die Untersuchung über die statistische Bedeutung der gefundenen Differenzen wurde der Homogenitätstest nach FISHER und der Korrelationskoeffizient benutzt (FISHER 1938).

Die Versuche wurden ursprünglich nicht mit der Absicht einer Auswertung im Hinblick auf die hier behandelte Fragestellung durchgeführt, was zur Folge hat, daß durch die beschriebene Art des Auspflanzens die Erfassung der Differenzen nicht so genau geschehen konnte, wie es für eine ausschließlich entwicklungsphysiologische Untersuchung vielleicht wünschenswert gewesen wäre; sie ermöglichen aber dennoch eine ausreichende Beantwortung der gestellten Fragen.

### C. Darstellung der Befunde.

#### 1. *flavens · velans* (Kreuzung 42/199).

Die Samen dieser Aufzucht keimten sehr langsam, so daß gleich am Anfang ein Temperaturschock notwendig war, der bei der Hauptmasse der Samen die Keimung veranlaßte. Ein zweiter Schock brachte einige weitere, eine dritte Wiederholung nur noch wenige Keimlinge. Nach 4 Wochen wurde der Keimversuch abgebrochen.

Ausgesät am 1. 2.	Sämlinge pikiert am											
	5. 2.	8. 2.	9. 2.	10. 2.	11. 2.	12. 2.	13. 2.	16. 2.	18. 2.	19. 2.	22. 2.	Später
1500 Samen	10	250	40	20	80	187	13	37	5	29	4	keine
		↑ 1. Temperatur- schock						↑ 2. Temperatur- schock	↑ 3. Temperatur- schock (am 18. 2. tagsüber)		↑ 4. Temperatur- schock	

Die  $F_1$  ist heterozygot für 2 Translokationen und bildet in der Meiosis 2 Viererringe mit den Chromosomenenden 1·2·3·4 und 5·6·7·8. Von den blühenden Pflanzen wurden 4 Gruppen zum Fixieren bestimmt, und zwar von Anfang, Mitte und Ende des Versuchsbeetes, um die Konfiguration festzustellen, für die eine Spaltung erwartet wurde. Zwischen diesen 4 Gruppen ergab sich eine gesicherte Differenz im Auftreten der verschiedenen Konfigurationen. Die 3 Pflanzen mit 7 Bivalenten fanden sich alle unter den ersten 50, bei den später gekeimten trat diese Konfiguration nicht mehr auf. Die Pflanzen mit nur 1 Viererring keimten im Durchschnitt schneller als diejenigen mit 2 Chromosomenringen. Für die variationsstatistische Untersuchung wurden die Klassen „7 Bivalente“ und „1 Viererring + 5 Bivalente“ zusammengefaßt, um eine Auswertung nach dem  $\chi^2$ -Test zu ermöglichen. Die Pflanzen mit stärkerer Homozygotie keimten hier also im allgemeinen schneller als diejenigen, deren Genom für 2 Translokationen und infolgedessen auch für die meisten der in den betreffenden Chromosomen lokalisierten Gene heterozygot war ( $P = 0,02-0,01$ ).

	Pflanze Nr.	7 Bivalente	1 Viererring + 5 Bivalente	2 Viererringe + 3 Bivalente
Anfang des Beetes . . . . .	1—51	3	28	11
	101—132	0	12	12
	201—230	0	14	7
Ende des Beetes . . . . .	301—358	0	18	28

Die Prüfung der Verteilung weiterer Merkmale auf das Versuchsbeet ergab folgendes: Die Pflanzen mit dunkelroten Knospen ( $str_v/str_v$ ) sind unter den ersten 200 Pflanzen in größerer relativer Häufigkeit vorhanden als unter den letzten. Die Pflanzen mit hellroten Knospen, die  $str_v/+^{str}$  Heterozygoten, werden gegen Ende des Beetes etwas häufiger, während die grünknosspigen  $+^{str}/+^{str}$  Homozygoten überall in gleicher Häufigkeit auftreten, soweit die geringen Individuenzahlen dieser Klasse eine Aussage erlauben. In bezug auf die Gipfelform (flach oder spitz) sind die breitgipfligen Pflanzen ( $de/de$ ) am Anfang des Beetes häufiger als in der Mitte, unter den letzten Pflanzen tritt nochmals eine geringe Steigerung ein. Die Pflanzen mit spitzem Gipfel nehmen umgekehrt an Häufigkeit gegen Mitte und Ende des Beetes hin zu, abgesehen von einem geringen Abfall unter den letzten Pflanzen. Die Prüfung ergibt  $P_{hom} = 0,057$ , also einen Wert, der an der Grenze statistischer Sicherung liegt. Beide Merkmale, für die eine größere relative Häufigkeit unter den früh gekeimten Pflanzen als unter den Spätkeimern festgestellt wurde, entsprechen den *velans*-Homozygoten des betreffenden Gens. Über das Verhalten der entsprechenden *flavens*-Homozygoten kann wegen ihrer geringen Häufigkeit, auf deren Ursachen an anderer Stelle eingegangen wurde (HARTE 1948), nichts ausgesagt werden.

Pflanzen Nr.	Knospenfarbe			Gipfelform	
	dunkelrot	hellrot	grün	spitz	breit
1—100	24	67	6	55	37
101—200	20	69	8	59	28
201—300	13	78	8	65	20
301—388	14	70	4	44	31
$P_{hom} = 0,3-0,2$			$P_{hom} = 0,057$		

Die Zusammenfassung der Auszählung von Konfiguration, Knospenfarbe und Gipfelform zeigt, daß in bezug auf die Translokation die schnellere Keimung der Homozygoten gesichert ist, während für zwei Merkmale, deren Loci mit dem Translokationspunkt gekoppelt sind, die größere Häufigkeit der Homozygoten unter den Frühkeimern zwar beobachtet wurde, aber nicht ein solches Ausmaß erreicht, daß diese Abweichung von einer homogenen Verteilung statistisch zu sichern wäre. Diese Feststellung erlaubt aber einen weiteren Schluß. Der Einfluß auf die Keimungsgeschwindigkeit muß vom Translokationspunkt oder einem ihm sehr nahe benachbarten Locus ausgehen. Für alle Gene, die mit dieser Region gekoppelt sind, aber durch crossing-over davon getrennt werden können, gilt die bevorzugte schnellere Keimung nur für diejenigen Pflanzen, die gleichzeitig für die Translokation homozygot sind. Bei enger Koppelung des betreffenden Locus mit dem Translokationspunkt wird sich die Abweichung von einer zufallsgemäßen Verteilung auf die einzelnen Keimungsdaten noch stark bemerkbar machen, während bei lockerer Koppelung, also häufigem crossing-over auf der betreffenden Strecke, die Verhältnisse für das untersuchte Merkmal sich einer normalen, homogenen Verteilung nähern werden.

## 2. *hHookeri sulfurea* · *stringens* (Kreuzung 1940/98).

Die Keimungsverhältnisse dieser  $F_2$  sind in der folgenden Aufstellung zusammengefaßt. Die ersten 400 Pflanzen keimten sehr schnell, die weiteren folgten erst nach ein- bis dreimal wiederholtem Temperaturschock in größerem Abstand.



Ausgelegt am 23. 2.	Sämlinge pikiert am						
	28. 2.	1. 3.	7. 3.	9. 3.	12. 3.	16. 3.	später
600	200	200	56	6	16	10	keine
		↑ 1. Temperaturschock		↑ 2. Temperaturschock	↑ 3. Temperaturschock	↑ 4. Temperaturschock	

Die  $F_1$  bildet 2 Viererringe mit den Enden 1 · 2 · 3 · 4 und 5 · 6 · 13 · 14. Zwischen den durch ihr Keimungsverhalten deutlich getrennten Früh- und Spätkeimern findet sich ein bedeutsamer Unterschied in bezug auf das Auftreten der pollensterilen Pflanzen ( $fr/fr$ —Homozygote) in der Weise, daß unter den Spätkeimern die Pollensterilen viel häufiger sind als unter den Frühkeimern. Auch unter den Pflanzen der ersten 4 Kisten standen die Sterilen nicht gleichmäßig verteilt, sondern am Anfang waren fast keine vorhanden, während sie gegen das Ende dieses Abschnittes hin häufiger wurden (4. Pikierkiste, kleine Keimlinge des 2. Keimungstages). Eine genauere Auswertung ist hier nicht

Pflanzen Nr.	fertil	pollensteril	
1—250	227	23	$P_{hom} < 0,01$
251—314	45	19	

möglich, weil die Grenzen zwischen den Pflanzen der einzelnen Kisten nicht abgesteckt wurden.

Die Verteilung der Knirpse ( $kr/kr$ ) unter den Früh- und Spätkeimern ist dagegen homogen mit 150  $kr/kr$  unter den ersten 400, 24 unter den letzten 88 Pflanzen.

Das verspätete Keimen zeigt sich für alle mit  $fr$  gekoppelten Faktoren in der gleichen Weise, so daß sich für jedes dieser Merkmale eine inhomogene Verteilung unter den Früh- und Spätkeimern ergibt. Als Beispiel sei hier die Verteilung der Blütenfarbe und der Hypanthiumfärbung herangezogen. Für beide zeigt sich unter den Spätkeimern eine Bevorzugung desjenigen Phänotyps, der ebenso wie die Pollensterilen, den *stringens*-Homozygoten entspricht, nämlich der gelben gegenüber den *sulfurea*-Blüten und der roten Hypanthiumfärbung gegenüber grün. Der Zusammenhang mit der Konfiguration kann hier nicht aufgezeigt werden, da das Material für eine Untersuchung über die Homogenität der Verteilung auf Früh- und Spätkeimer zahlenmäßig nicht ausreicht.

Pflanzen Nr.	Blüte		Hypanthium		
	gelb	sulfurea	rot	rot gespenkelt	grün
1—250	155	92	113	72	62
251—314	48	15	41	15	7
$P_{hom}$	0,05—0,02		< 0,01		

Auf Grund der  $P$ -Werte läßt sich vermuten, daß der Locus, von dem der Einfluß auf die Keimungsgeschwindigkeit ausgeht, näher an  $fr$  (Pollensterilität) und *tub* (Hypanthiumfärbung) liegt, als an  $s$  (Blütenfarbe). Die 3 untersuchten Loci liegen in Chromosomen, die an einer der in der  $F_1$  von *<sup>h</sup>Hookeri* · *stringens*

heterozygot vorhandenen Translokationen beteiligt sind. Wie nachgewiesen werden konnte (HARTE 1948), ist  $fr$  sehr eng mit dem Translokationspunkt gekoppelt, während  $s$  etwas weiter davon entfernt ist. Der bestimmende Einfluß muß also auch hier vom Translokationspunkt oder einem dicht benachbarten

Locus ausgehen und kann sich wegen der sehr engen Koppelung mit *fr* am Merkmal der Pollensterilität besonders deutlich zeigen.

Die gleiche Erscheinung eines verspäteten Keimens der Pollensterilen findet sich bei der  $F_2$  von *hHookeri* · *stringens* (Kreuzung 1939/143) deren Keimung sich sehr lange hüzog. Die beiden einzigen aufgetretenen Pollensterilen tragen die Protokollnummern 212 und 218 unter 219 Pflanzen, gehören also zu den zuletzt gekeimten Sämlingen.

Ausgesät am 23. 2.	Sämlinge pikiert am								
	28. 2.	1. 3.	3. 3.	7. 3.	9. 3.	12. 3.	13. 3.	16. 3.	später
600 Samen	101	60	40	140	23	17	14	20	keine
			↑ 1. Temperatur- schock		↑ 2. Temperatur- schock		↑ 3. Tem- peratur- schock	↑ 4. Tem- peratur- schock	

### 3. *hHookeri* · *velans* (Kreuzung 1938/174).

Die Keimung erfolgte sehr rasch, nach einmaligem Temperaturschock waren alle keimfähigen Samen gekeimt. Ein erneuter Schock brachte keine weiteren Sämlinge.

Ausgesät am 24. 2.	Sämlinge pikiert am				
	28. 2.	1. 3.	3. 3.	7. 3.	später
934	180	300	20	30	keine
			↑ 1. Temperatur- schock	↑ 2. Temperatur- schock	

Die Konfiguration der  $F_1$  ist hier ein Viererring mit den Enden 5·6·7·8 und 5 Bivalente. Entsprechend dem kleinen Unterschied der Keimung waren nur geringfügige Differenzen

Pflanzen Nr.	Griffel		Antheren		<i>br</i> + <i>ster</i>	
	<i>brevistylis</i>	normal-grifflig	<i>sterilis</i>	normale Antheren	doppelt-rezessiv <i>brevistylis-sterilis</i>	einfach rezessiv oder normal
1—100	21	79	27	73	10	90
101—200	28	72	33	67	14	86
201—300	32	68	40	60	23	77
Korrelations-Koeffizient:	0,099 ± 0,057		0,112 ± 0,057		$P_{hom} = 0,3—0,2$ für alle 3 Fälle	

in der Zusammensetzung der zuerst und zuletzt gekeimten Pflanzen vorhanden. Die Rezessiven, insbesondere *br/br* (*brevistylis*) und *ster/ster* (*sterilis*) waren unter den letzten 100 Pflanzen, unter denen die Spätkeimer enthalten sind, häufiger als unter den ersten, was in verstärktem Maße für die Doppeltrezessiven *brevistylis-sterilis* zutrifft. Für die Pflanzen mit Bivalenten an Stelle des Viererringes der  $F_1$  gilt, daß sie im allgemeinen unter den zuerst gekeimten etwas häufiger sind als unter den letzten, was dem Verhalten des gleichen Viererringes in *flavens* · *velans* entspricht, wo ebenfalls die Homozygoten etwas schneller keimten. In allen 3 Fällen (*br*, *ster*, Konfiguration) sind aber die Differenzen, wie bei den geringen Unterschieden der Keimungsgeschwindigkeit auch zu erwarten war, nicht statistisch gesichert. Infolgedessen kann diese Aufzucht nur in Analogie zu den bereits besprochenen Fällen gewertet werden, ohne daß sie, für sich betrachtet, beweisend wäre.

Pflanzen Nr.	Viererring	Bivalente
1— 50	16	16
51—100	27	15
101—124	15	5
$P_{hom} = 0,2—0,1$ $r = 0,147 ± 0,101$		



4. *flavens* · <sup>h</sup>*franciscana* (Kreuzung 1942/229).

Die Keimung zog sich hier über längere Zeit hin, bevor ein Temperaturschock notwendig wurde, der nochmals eine Reihe von Keimlingen brachte; ein weiterer Schock blieb wirkungslos.

Aus- gesät am 5.2.	Sämlinge pikiert am								später gekeimt, nicht pikiert
	9. 2.	10. 2.	12. 2.	13. 2.	16. 2.	18. 2.	19. 2.	22. 2.	
900	400	75	15	10	4	36	44	2	3
					1. Temperatur- schock			2. Temperatur- schock	

In dieser F<sub>2</sub> traten unerwartet triploide Pflanzen auf, und zwar fast ausschließlich (mit einer Ausnahme) unter den Spätkeimern. Unter den normalen, diploiden Pflanzen sind dagegen diejenigen mit einem Viererring und mit 7 Bivalenten gleichmäßig verteilt, ohne Differenzen zwischen Früh- und Spätkeimern. Die Diploiden zeigten hier also eine gleichmäßige Keimung, unabhängig von ihrer genetischen Konstitution, während die Triploiden erst keimten, als die Keimung der Diploiden fast abgeschlossen war.

	Fixierung Nr.	3 n	2 n	Davon	
				Viererring + 5 Bi- valente	7 Biva- lente
Anfang des Beetes . . . . .	101—160	0	43	8	35
Mitte des Beetes . . . . .	41—100	1	41	6	35
Letzte Pflanzen des Beetes . . . . .	1—40	16	12	3	9

5. *flavens* · <sup>h</sup>*Hookeri* (Kreuzung 1942/225).

Einige Tage nach dem Auslegen waren die meisten Samen gekeimt, die übrigen folgten im Laufe von wenigen Tagen, ein Temperaturschock brachte nur noch vereinzelte Keimlinge.

Ausgesät am 5. 2.	Sämlinge pikiert am						
	9. 2.	10. 2.	12. 2.	13. 2.	15. 2.	18. 2.	später
900	500	42	58	21	6	5	keine
					↑ 1. Tem- peratur- schock	↑ 2. Tem- peratur- schock	

Entsprechend dieser einheitlichen Keimung bestehen keine Differenzen im Auftreten der einzelnen Merkmale zwischen den ersten und den letzten Pflanzen des Beetes, wie am Auftreten der verschiedenen Konfigurationen gezeigt werden kann. In bezug auf die Verteilung der Pflanzen mit Bivalenten und mit einem Viererring (Chromosomenenden 1 · 2 · 3 · 4) besteht vollständige Homogenität zwischen Früh- und Spätkeimern ( $P_{hom} = 0,7—0,5$ ).

	Fixierung Nr.	Konfiguration	
		7 Bivalente	Viererring + 5 Bivalente
Anfang des Beetes . . . . .	1—40	13	19
Mitte des Beetes . . . . .	14—100	24	23
Ende des Beetes . . . . .	101—160	21	30

## Diskussion.

Das wesentliche Ergebnis der hier dargestellten Versuche läßt sich dahin zusammenfassen, daß sich überall dort, wo in den spaltenden Aufzuchten eine verlangsamte Keimung stattfindet, ein bedeutsamer Unterschied in der genetischen Konstitution der Gruppen der Früh- und Spätkeimer gegenüber der Hauptmasse der Pflanzen zeigt. Diese Differenzen beziehen sich auf genische Verschiedenheiten ebenso wie auf Heterozygotie für Translokationen und auf die Genommutationen. Bestimmte Gesetzmäßigkeiten sind dabei nicht festzustellen. Die Gen- und Translokationshomozygoten keimen in der Kombination *flavens · velans* schneller, in der Nachkommenschaft von *<sup>h</sup>Hookeri · stringens* langsamer als die Heterozygoten. Es treten also schon bei der Keimung erhebliche Unterschiede der Entwicklungsgeschwindigkeit auf. Für *Oenothera* wurde, seitdem durch RENNER auf die Bedeutung der tauben Samen (1916), der Entwicklungsgeschichte des Pollenschlauches (1919) und des Embryosacks (1921, 1940) hingewiesen wurde, diesem Teil der Untersuchung schon immer Beachtung geschenkt. Mit Differenzen der genannten Art muß aber auch bei anderen Objekten überall dort gerechnet werden, wo mit einem genetisch nicht einheitlichen Material gearbeitet wird, wie es immer bei Kreuzungsanalysen und besonders bei Mutationsversuchen, hier sowohl in  $F_1$  wie in  $F_2$ , der Fall ist.

Der erste zu beachtende Faktor ist, daß mit möglichst gleichmäßig ausgereiftem Samenmaterial gearbeitet wird. Differenzen im Reifungsgrad zwischen verschiedenen Samenkapseln können bei nicht gleichmäßiger Durchmischung zu großen Unterschieden zwischen Aufzuchten mehrerer Samenportionen führen, auch wenn alle sonstigen Entwicklungsbedingungen gleichartig gehalten werden. Bei schlechter Reife ist mit einer Keimverzögerung zu rechnen, durch die etwa vorhandene Differenzen in der Keimungsgeschwindigkeit noch vergrößert werden können. Hieraus ergibt sich sogleich ein weiterer Gesichtspunkt. Der Keimversuch muß so lange durchgeführt werden, daß alle keimfähigen Samen auch tatsächlich zur Entwicklung gelangen. Bei der Aussaat in Erde wird dies nur in einigen Fällen möglich sein, weil spontan nur ein Teil der Samen keimt und jede Anwendung keimungsfördernder Mittel, wie Temperaturschock, eine Schädigung der bereits gekeimten Pflanzen nach sich ziehen kann und daher nicht zulässig ist. Anzucht in einem Medium, das eine sofortige Entfernung der Sämlinge gestattet, ohne Schädigung der noch nicht Gekeimten, ist also notwendig. Es wird sich daher empfehlen, die von RENNER für *Oenothera* eingeführte Technik der Aussaat auf Fließpapier auf andere Objekte zu übertragen. Weiterhin müssen auch alle gekeimten Pflanzen für die endgültige Beobachtung verwendet werden. Wenn eine geringere Anzahl aufgezogen werden soll, müssen diese zufällig aus der Gesamtzahl der Sämlinge entnommen werden, so daß unter ihnen Früh- und Spätkeimer gleichmäßig vertreten sind und jede Selektion vermieden wird.

Eine Nichtbeachtung dieser Beziehungen kann eine weitgehende Verschiebung der Spaltungsverhältnisse verursachen, wie aus den angeführten Daten hervorgeht. Unter Umständen kann diese Verschiebung sogar soweit gehen, daß durch Vernachlässigung der Spätkeimer eine Individuenklasse vollständig ausfallen kann und eine vorhandene Spaltung überhaupt nicht erkannt wird (Pollensterile in *<sup>h</sup>Hookeri-stringens*). In Mutationsversuchen können hierdurch



in  $F_1$  und  $F_2$  Abweicher übersehen werden, so daß weniger Genom-, Chromosomen- und Genmutanten gefunden werden, als tatsächlich vorhanden sind. Unter Umständen kann dies zu einer vollständigen Verfälschung der Ergebnisse führen, die damit zugleich nicht reproduzierbar werden. Auf die Bedeutung der Berücksichtigung von entwicklungsgeschichtlichen Variationsmöglichkeiten für die Mutationsforschung wurde bereits von MARQUARDT (1948) hingewiesen. Als letztes ergibt sich daraus, daß eine beobachtete Inhomogenität zwischen gleichartigen Versuchen erst dann auf genetische Ursachen zurückgeführt werden darf, wenn entwicklungsgeschichtliche Gründe ausgeschlossen werden können.

In der Literatur sind bisher nur wenige ähnliche Beobachtungen beschrieben worden. Differenzen in der Entwicklungsgeschwindigkeit zwischen verschiedenen Mutanten und der Normalform, die vor allem Wachstumsgeschwindigkeit und Blühbeginn betreffen, sind bei *Antirrhinum* mehrfach beobachtet (STUBBE 1941 und früher, BRÜCHER 1943), und auch von *Drosophila* ist bekannt, daß einzelne Mutanten eine gegenüber der Ausgangsform veränderte Entwicklungsdauer haben (u. a. GOLDSCHMIDT 1938). An *Oenothera* liegen bereits von OEHLKERS (1940) ausführliche Untersuchungen vor. Geprüft wurde einerseits die Restitutionsfähigkeit von Keimlingen der Konstitution *Oe. (Hookeri*  $\times$  *franciscana*) im Vergleich mit den Elternformen, wobei die auftretenden Differenzen in der  $F_2$  dieses Bastardes eine Aufspaltung nach diesem physiologischen Merkmal erwarten lassen. Außerdem wurde die Vitalität der verschiedenen stark cruciaten Rassen der *Oe. biennis* verglichen. Es fanden sich eine Reihe von Unterschieden, vor allem aber Differenzen in der Keimungsgeschwindigkeit. Die vitaleren, stark cruciaten Formen keimten auffallenderweise langsamer als die Normalblütigen, was auf ihre dickere Samenschale zurückzuführen ist (OEHLKERS 1935). Die beiden Variationskurven überschneiden sich, die am schnellsten keimenden Sämlinge der cruciaten Rasse treten früher auf als die langsamsten der normalen Form. Zwischen verschiedenen stark cruciaten Linien einer anderen *Oe. biennis*-Rasse wurden dagegen keine auffallenden Differenzen gefunden (OEHLKERS 1948). In einer spaltenden Aufzucht müßte sich also das gleiche zeigen, wie hier für mehrere andere Faktoren beobachtet wurde, nämlich daß die Häufigkeit der cruciaten Pflanzen unter den Frühkeimern eine andere ist als unter den Spätkeimern. Dieser Gesichtspunkt wurde bisher bei den Untersuchungen über die Vererbung des *cruciata*-Merkmals noch nicht berücksichtigt. Auch in anderen spaltenden Aufzuchten ist eine Auswertung der Differenzen in der Entwicklungsgeschwindigkeit bisher nur selten erfolgt. Das Auftreten entwicklungsgeschichtlicher Unterschiede nach Röntgenbestrahlung des Pollens von *Oenothera* in der  $F_1$ , die auch eine genetisch nicht einheitliche Aufzucht darstellt, wurde von MARQUARDT (1948) untersucht. Die Haploiden treten dort ausschließlich unter den Spätkeimern auf und die phänotypischen und chromosomalen Abweicher gehören ebenfalls vorwiegend zu den Spätentwicklern. Weitere Befunde zeigen, daß das gleiche Material (Samen der gleichen Kreuzung) unter verschiedenen Entwicklungsbedingungen, z. B. Aufzucht in verschiedenen Jahren, stark differierende Spaltungsverhältnisse ergibt (KAPLAN 1948, MARQUARDT 1948). Die Zusammenfassung dieser Beobachtungen gibt eindeutige Hinweise darauf, daß bei genetischen Untersuchungen entwicklungs-

geschichtliche Gesichtspunkte viel weitgehender berücksichtigt werden müssen, als dies bisher meist geschehen ist.

### Zusammenfassung.

1. Die getrennte Untersuchung der Früh- und Spätkeimer der  $F_2$  verschiedener *Oenothera*-Bastarde ergab große Differenzen in der genetischen Konstitution dieser Gruppen.

2. In einigen Fällen keimten die Homozygoten schneller als die Heterozygoten, in anderen umgekehrt.

3. Der Einfluß auf die Entwicklungsgeschwindigkeit muß in allen Fällen von einem Locus ausgehen, der mit dem Translokationspunkt der untersuchten Viererringe identisch oder mit ihm sehr eng gekoppelt ist.

4. Aus diesen Beobachtungen ergibt sich die Forderung, bei genetischen Untersuchungen entwicklungsgeschichtliche Gesichtspunkte stärker als bisher zu berücksichtigen.

### Literatur.

BRÜCHER, H.: Experimentelle Untersuchungen über den Selektionswert künstlich erzeugter Mutanten von *Antirrhinum majus*. Z. Bot. **39**, 1 (1943). — FISHER, R. A.: Statistical methods for research workers. Edinburgh 1938. — GOLDSCHMIDT, R.: Physiological Genetics. New York 1938. — HARTE, C.: Zytologisch-genetische Untersuchungen an spaltenden Oenotherenbastarden. Z. Vererbungslehre **82**, 494 (1948). — KAPLAN, R.: Versuche an *Antirrhinum majus* über die Häufigkeit von Faktormutationen nach Röntgenbestrahlung des Pollens in verschiedenen Quellungszuständen. Z. Vererbungslehre **82**, 164 (1948). — MARQUARDT, H.: Die methodische Variabilität in der genetischen Methode der experimentellen Mutationsforschung bei Pflanzen. 1948. — OEHLKERS, F.: Die Erbllichkeit der Sepalodie bei *Oenothera* und *Epilobium*. Studien zum Problem der Polymerie des multiplen Allelomorphismus. III. Z. Bot. **28**, 161 (1935). — Genetisch-physiologische Untersuchungen zum Vitalitätsproblem. I. Z. Bot. **35**, 271 (1940). — Genetisch-physiologische Untersuchungen zum Vitalitätsproblem. II. Biol. Zbl. **67**, 45 (1948). — RENNER, O.: Die tauben Samen der Oenotheren. Ber. dtsch. bot. Ges. **34**, 10 (1916). — Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Z. Bot. **11**, 305 (1919). — Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. Z. Bot. **13**, 609 (1921). — Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Z. Vererbungslehre **18**, 121 (1925). — Kurze Mitteilung über *Oenothera*. IV. Über die Beziehungen zwischen Heterogamie und Embryosackentwicklung und über diplarrhene Verbindungen. Flora (Jena), N.F. **34**, 145 (1940). — STUBBE, H.: Die Gene von *Antirrhinum majus* L. IV. Z. Vererbungslehre **70**, 401 (1941).

Dozentin Dr. rer. nat. CORNELIA HARTE, Freiburg i. Br., Botanisches Institut.



Aus dem Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung Voldagsen.

# ÜBER ABÄNDERUNGEN DES PLASMATISCHEN ERBGUTES.

Von

PETER MICHAELIS.

Mit 21 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. März 1948.)

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung. . . . .	37
I. Entstehung und Verhalten der Abänderungen . . . . .	38
a) Das Plasmon der <i>hirsutum</i> - Sippen Jena und Essen. . . . .	38
b) Die typisch gestörten Ausgangsformen der Abänderungen . . . . .	40
c) Die Modifizierbarkeit dieser Ausgangsbastarde . . . . .	40
d) Über die Auslösung der Abänderungen . . . . .	41
e) Die Ausrichtung der Abänderungen . . . . .	44
f) Sprunghafte oder gleitende Abänderungen . . . . .	44
g) Die vegetative Konstanz der Abänderungen . . . . .	44
h) Das Vorkommen gleicher Abänderungen an verschiedenen Bastarden . . . . .	45
i) Die verschiedenen Wege der Normalisierung . . . . .	45
k) Über die Bildung von Chimären . . . . .	46
l) Entmischungsvorgänge . . . . .	49
m) Modifikative Beeinflußbarkeit der Abänderungen . . . . .	50
n) Beschreibung der wichtigsten Abänderungen . . . . .	51
<i>stenophyllum</i> . . . . .	51
<i>melioratum</i> , <i>exaltatum</i> . . . . .	52
<i>transformatum</i> . . . . .	53
<i>vernicosum</i> . . . . .	53
<i>aemulum</i> , <i>spodiophyllum</i> , Abänderungen der Blütenfarbe . . . . .	55
<i>cicatricosum</i> . . . . .	56
<i>vernicosoides</i> . . . . .	57
<i>irregulare</i> , <i>poliogramma</i> , <i>argynnoïdes</i> . . . . .	57
<i>diversivirescens</i> , <i>rhytidiphyllum</i> . . . . .	60
<i>adaequatum</i> . . . . .	62
Blütenformänderungen . . . . .	64
II. Über die Ursachen der Abänderungen . . . . .	65
a) Sind die Abänderungen Modifikationen? . . . . .	65
b) Prüfungen auf Virus . . . . .	65
c) Erbversuche . . . . .	66
1. Kreuzungen mit <i>Epilobium luteum</i> . . . . .	67
2. Kreuzungen mit verschiedenen <i>hirsutum</i> - Sippen . . . . .	68
<i>adaequatum</i> , <i>transformatum</i> . . . . .	70
<i>irregulare</i> , <i>poliogramma</i> , <i>diversivirescens</i> , <i>rhytidiphyllum</i> . . . . .	70
<i>vernicosum</i> , <i>spodiophyllum</i> , <i>aemulum</i> , <i>stenophyllum</i> , <i>hirsutum</i> Essen $\times$ <i>par-</i> <i>viflorum</i> Tübingen . . . . .	71
<i>hirsutum</i> Jena $\times$ <i>parviflorum</i> Rentweinsdorf . . . . .	73
3. Blütenreziproke Kreuzungen mit <i>hirsutum</i> - Sippen . . . . .	74
4. Blütenreziproke Kreuzungen der Abänderungen untereinander . . . . .	77
5. Rückkreuzungen . . . . .	77
6. Prüfung der Fehlermöglichkeiten . . . . .	78
a) Prüfung auf chromosomale Störungen . . . . .	78
b) Prüfung auf Gonen- und Zygotenelimination . . . . .	79

III. Versuche zur theoretischen Deutung der Abänderungen	Seite
a) Vergleichende Einkreuzung von <i>hirsutum</i> und <i>parviflorum</i> in die Abänderungen	81
b) Kreuzungen mit albomaculaten <i>parviflorum</i> -Pflanzen	82
Schluß	84
Zusammenfassung	84
Literatur	84

### Einleitung.

In einem Vortrage vor der Deutschen Botanischen Gesellschaft im November 1944 wurde erörtert (MICHAELIS 1949b), welche Abänderungsmöglichkeiten des Plasmons auf Grund des Zytoplasmaverhaltens bei Befruchtung und Zellteilung erwartet werden können. Es wurde dort ausgeführt, daß theoretisch neben Abänderungen der plasmatischen Erbeinheiten selbst ähnlich den Mutationen auch Umkombinationen des plasmatischen Erbgutes erwartet werden können und daß diese schon im Laufe der Zellteilungen innerhalb eines Individuums vor sich gehen können. Es entstehen dadurch völlig neuartige Möglichkeiten der Erbänderung.

Es ist nun von größtem Interesse, daß solche theoretisch erwarteten Abänderungen bei reziprok verschiedenen *Epilobium*-Bastarden wirklich aufgefunden wurden. Abänderungen reziprok verschiedener Bastarde waren schon gelegentlich beobachtet worden, es war aber noch nicht geglückt zu beweisen, daß sie Abänderungen des plasmatischen Erbgutes sind. In meinen Versuchen traten z. B. schon bei der Einlagerung des *Epilobium hirsutum*-Kernes in das Plasma von *Epilobium luteum* an den typischerweise pollensterilen Pflanzen vereinzelte Sektoren auf, in denen die Pollensterilität in  $\pm$  hohem Maße beseitigt wurde (MICHAELIS 1935, III, 1948e). Auch an den vegetativ stark gestörten und gestauchten *Epilobium hirsutum*- Sippen-Bastarden mit dem Plasma der *hirsutum*- Sippe Jena wurden immer wieder Rückschläge zu den normal entwickelten, reziproken Bastarden aufgefunden. Die Mehrzahl dieser Rückschläge ist zwar phänotypisch bestimmt (vgl. z. B. Ross 1948, IV), doch kommen auch gelegentlich völlig gleichartige, erbliche Rückschläge zur Norm vor (vgl. auch MICHAELIS 1948d). BRÜCHER fand schließlich 1940 an dem *hirsutum*-Essen ♀  $\times$  *parviflorum*-Tübingen ♂-Bastard besonders schöne Abänderungen dieses extrem gestörten Bastardes. Eine genaue Analyse dieser verschiedenen wahrscheinlich Plasmon-abhängigen Abänderungen unterblieb aber in allen Fällen.

Ich selbst fand an verschiedenen *hirsutum*- Sippen-Bastarden sowie an mehreren reziprok verschiedenen *hirsutum-parviflorum*-Bastarden im Laufe der vergangenen Jahre zahlreiche Abänderungen. Über die Abänderungen der *hirsutum-parviflorum*-Bastarde wurde 1943 (MICHAELIS und Ross) vorläufig berichtet. Die weitere Analyse dieses Materiales ergab nun auffallende, neuartige Ergebnisse, und es ließ sich auch beweisen, daß es sich bei diesen Abänderungen der reziproken Unterschiede um die bisher unbekannten Abänderungen des plasmatischen Erbgutes handeln muß. Über diese Versuche sei hier kurz und zusammenfassend berichtet<sup>1</sup>. Eine ausführliche Veröffentlichung des umfang-

<sup>1</sup> Die Veröffentlichung liegt seit 1945 druckfertig vor, wurde aber durch einige neuere Versuchsergebnisse ergänzt. Einen kurzen Auszug aus den Zahlen hat mein Mitarbeiter Ross (1946) nach seiner Rückkehr aus dem Felde veröffentlicht.



reichen Materials mit den entsprechenden Tabellen und zahlreichen Abbildungen muß auf günstigere Zeiten verschoben werden.

### I. Entstehung und Verhalten der Abänderungen.

Abänderungen der Unterschiede reziprok verschiedener Bastarde wurden in durchaus ähnlicher Form an zahlreichen *hirsutum-parviflorum*-Bastarden gefunden. An diesen Bastarden waren als Väter ganz verschiedene *parviflorum*-Sippen (MICHAELIS und ROSS 1943), als Mütter die *hirsutum*-Sippen Jena und Essen beteiligt. Die Abänderungen traten also im Plasmon dieser beiden *hirsutum*-Sippen auf.

#### a) Über das Plasmon der *hirsutum*-Sippen Jena und Essen.

Die beiden *hirsutum*-Sippen Jena und Essen enthalten einander sehr ähnliche Plasmane. Zusammen mit geeigneten Genkombinationen entstehen in beiden Plasmen durchaus ähnliche Entwicklungsstörungen, vor allen Dingen Stauungen und Verzweigungen der Bastarde. Das Ausmaß dieser Entwicklungsstörungen ist — wie das bei Gegenwart verschiedener Genome durchaus zu erwarten ist — quantitativ verschieden. Die Entwicklungsstörungen sind deutlich stärker, wenn die *hirsutum*-Sippe Jena als Mutter Verwendung findet. Führt man die aus anderen Untersuchungen (z. B. MICHAELIS 1940, I) gut bekannte reihenweise Einkreuzung verschiedener *hirsutum*-Sippen durch, so erhält man die Ergebnisse der Tabelle 1.

Tabelle 1. Auszug aus den Versuchen 1939 (MICHAELIS 1940, I, *hirsutum*-Jena-Plasma) und 1944 (*hirsutum*-Essen-Plasma).

<i>hirsutum</i> -Sippen ♀	<i>hirsutum</i> -Sippen ♂					
	Erlangen	München	Kew <i>albiflorum</i>	Coimbra	Kirstenbosch	Parys
Jena	Keimung normal reziprok gleich = 100% der reziproken Kreuzung mit <i>hirsutum</i> -Erlangen-Plasma	Keimung normal deutlich gestaucht = 36%	Keimung normal stark gestaucht = 20%	schlechte Keimung verzweigt = etwa 10%	vielzellige Embryonen† — 0%	wenigzellige Embryonen† — 0%
	normal schlecht pollenfertil	melirt ± pollensteril	melirt nicht blühend	melirt nicht blühend	— —	— —
Essen	Keimung normal	Keimung normal	Keimung normal	Keimung normal	Keimung: 5,7% reziprok: 61,9%	Keimung: 0% Embryonen† reziprok: 61,7%
	reziprok gleich = etwa 100%	reziprok gleich = 102,2%	reziprok ± gleich = 103,4% (Heterosis!) pollensteril	schwach gestaucht = 91,3%	verzweigt ähnlich Jena × Coimbra = etwa 10%	— 0%
	± pollensteril	pollensteril	pollensteril	pollensteril	nicht blühend	—

Bei gleicher Anordnung der als Väter verwendeten Sippen, bei der im Jena-Plasma die vegetativen Störungen schon in der Kreuzung mit München ♂ beginnen, ist im Essen-Plasma erst die Coimbrakreuzung gestört. Die Essen  $\times$  Kirstenbosch-Bastarde sind noch lebensfähig, die Essen  $\times$  Parys-Bastarde sind wie im Jena-Plasma nicht lebensfähig, doch spalten aus der Essen  $\times$  (Parys  $\times$  Jena)-Kreuzung schon 45% normale Pflanzen heraus, während aus der Jena  $\times$  (Parys  $\times$  Jena)-Kreuzung noch keine lebensfähigen Pflanzen erhalten werden, sondern erst aus der Kreuzung: Jena  $\times$  [(Parys  $\times$  Jena)  $\times$  Jena] ♂ (MICHAELIS und v. DELLINGSHAUSEN 1942, IV). Die im Essen-Plasma entstehenden,

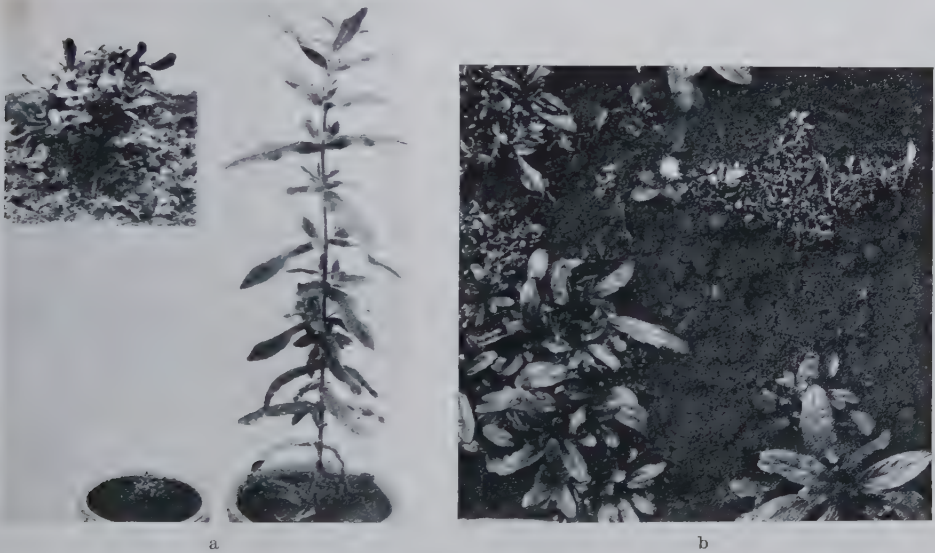


Abb. 1a u. b. a *hirsutum*-Essen- $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastard. Unten rechts 2jährige, normale Pflanze mit *parviflorum*-Plasma, links vergleichbar kultivierte Pflanze mit *hirsutum*-Plasma. Dieselbe Pflanze im linken oberen Eck stärker vergrößert. b *hirsutum* Jena  $\times$  *parviflorum* Rentweinsdorf. Verschiedene überwinterte Pflanzen im Rosettenstadium mit zahlreichen Normalisierungen, die zum Teil schon die typisch gestörten Pflanzen (oben rechts) überwachsen haben.

entwicklungsgestörten Pflanzen gleichen in bezug auf ihre Störungen in hohem Maße denen des *hirsutum*-Jena-Plasmas.

Zur Zeit läßt sich noch nicht mit Sicherheit feststellen, ob der schwächere Hemmungsgrad der Pflanzen mit *hirsutum*-Essen-Plasma auf einer quantitativ schwächeren Wirkungsweise des *hirsutum*-Essen-Plasmas oder auf einem die Plasmawirkung stärker kompensierenden Effekt des *hirsutum*-Essen-Genoms beruht. Es sind hier jedenfalls dieselben Verhältnisse gegeben, wie sie bei dem ausführlichen Vergleich der *hirsutum* Jena ähnlichen Plasmone der thüringischen *hirsutum*-Sippen gefunden wurden (MICHAELIS 1948, VII). Wie dort treten zu den quantitativen Unterschieden noch geringe qualitative Unterschiede insoferne, als das *hirsutum*-Essen-Plasma breitblättrigere Bastarde bedingt als das *hirsutum*-Jena-Plasma. Jedenfalls gehören *hirsutum*-Essen- und *hirsutum*-Jena-Plasma einer Gruppe ähnlicher Plasmone an, für die die am *hirsutum*-Jena-Plasma analysierten Gesetzmäßigkeiten (MICHAELIS 1940—1948, I—VIII) allgemeine Gültigkeit besitzen.



Tabelle 2. Reaktion des *hirsutum*-Essen- $\times$  *parviflorum*-Tübingen-

Versuchsbedingungen 15. 5.—24. 7.		Pflanzenzahl	Typisch gestörte Pflanzen	
			Anzahl	Durchschnittliche Höhe der Hauptachsen
			%	cm
Langtag 4,30—21,30 Uhr (17 Stunden)	kühl <sup>1</sup>	298	29,2	5,7
	warm <sup>2</sup>	311	67,5	11,4
	tags warm <sup>3</sup>	212	6,1	4,9
	nachts kalt			
Kurztag 6—18 Uhr (12 Stunden)	kühl <sup>1</sup>	320	33,8	11,0
	warm <sup>2</sup>	334	70,6	21,8
	tags warm <sup>3</sup>	196	79,6	24,2
	nachts kalt			

<sup>1</sup> Minimum 10,2°, Maximum 17,5°. — <sup>2</sup> Minimum 17,0°, Maximum 34,0°. — <sup>3</sup> Tags 17,0—34,0°, nachts 0 bis + 2°.

*b) Die typisch gestörten Ausgangsformen der Abänderungen.*

Der *hirsutum*-Essen- $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastard und die hier interessierenden Bastarde zwischen *hirsutum* Jena und verschiedenen *parviflorum*-Sippen sind ungefähr gleich stark gestört (Abb. 1). Es handelt sich bei allen diesen Bastarden um polsterförmige Zwergpflänzchen von normaler Weise 2—10 cm Höhe. Die Bastarde mit Jena-Plasma unterscheiden sich von denen mit Essen-Plasma durch die deutlich kleineren und schmälere Blätter und durch die stärkere Verzweigung.

*c) Die Modifizierbarkeit dieser Ausgangsbastarde.*

Die starke Stauchung und Verzweigung dieser Bastarde läßt sich wie in anderen Fällen (vgl. Ross 1948, IV) durch Behandlung mit geeigneten Temperaturen und Tageslängen weitgehend modifikativ beseitigen. Bei den verzweigten Bastarden mit *hirsutum*-Jena-Plasma läßt sich die Angleichung an den reziproken, normalwüchsigen Bastard experimentell nur teilweise und nur durch besonders niedere Temperaturen während des Winters und während des Rosettenstadiums erreichen. Beim *hirsutum*-Essen- $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastard ist die Aufhebung der Entwicklungsstörungen relativ leicht und vollständig möglich. Tabelle 2 gibt einige Zahlen aus einem solchen Modifikationsversuch. Es entstehen bei geeigneter Kultur Pflanzen, die bis auf ihre Pollensterilität völlig dem reziproken, normalwüchsigen Bastard entsprechen und die auch nicht von den zu besprechenden, normalisierten Abänderungen des plasmatischen Erbgutes zu unterscheiden sind (Abb. 2 und MICHAELIS 1948 b, Abb. 3). Erst eine längere Kultur oder die Aufzucht einer Nachkommenschaft gibt die Unterscheidungsmöglichkeit zwischen solchen Modifikationen und den erblichen, plasmatischen Abänderungen. Stecklinge der Modifikationen z. B. nehmen bei normaler Kultur  $\pm$  schnell den ursprünglichen Hemmungsgrad an, während solche von Plasmonabänderungen ihren normalen Wuchs unverändert beibehalten. Diese völlige Parallelität zwischen Modifikationen und erblichen Plasmonabänderungen ist von besonderem Interesse, um so mehr als beide durch ähnliche Bedingungen ausgelöst werden (vgl. MICHAELIS 1948 b).

*Bastardes auf Temperatur und Tageslänge. (Versuch 1944.)*

Pflanzen mit modifikativen Normalisierungen <sup>4</sup>				
Pflanzen mit gleitender Normalisierung der Hauptachsen (MICHAELIS 1948 a)		Pflanzen mit normalisierten Seitenachsen (Abb. 2)		
Anzahl %	Höhe cm	Anzahl %	Durchschnittliche Anzahl der Normalisierungen je Pflanze	Durchschnittliche Länge der Normalisierung cm
12,1	18,8	58,7	4,9	12,4
0	—	32,5	4,8	13,6
0	—	93,9	8,9	15,1
38,1	41,2	28,1	3,6	18,2
17,7	47,1	11,7	2,6	32,9
0	—	20,4	3,0	50,5

<sup>4</sup> Die Normalisierungen gleichen in ihrem Aussehen der reziproken Kreuzung bzw. der *adaequatum*-Abänderung, die bei gleicher Pflanzweise ungefähr 50 cm hoch werden. Die hier besprochenen Normalisierungen nahmen alle, als Stecklinge kultiviert, 1945 wieder die typischen Entwicklungsstörungen an.



Abb. 2. *hirsutum* Essen  $\times$  *parviflorum* Tübingen. Verschieden starke modifikative Enthemmungen aus dem Versuch der Tabelle 2 (Stecklinge der normalisierten Teile wurden wieder typisch gestaucht!).

#### d) Über die Auslösung der Abänderungen.

Abänderungen des plasmatischen Erbgutes entstehen bevorzugt unter den Klimabedingungen des Winters. Vom *hirsutum*-Essen- $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastard wurden in den einzelnen Jahren mehrere Tausende von Pflanzen aufgezogen. Alle Normalisierungen, die im ersten Sommer an den üblichen Frühjahrssaaten auftraten, erwiesen sich als Modifikationen (z. B. Tabelle 2)



Tabelle 3. *Wirkung der Tageslänge und der Temperatur auf die Entstehung*  
Nach Auszählungen im März 1945. Anzahl der Bestäubungen 86, Anzahl der ausgesäten

Versuchsbedingungen		Pflanzenzahl 24. 7. 44	Sterblichkeit 22. 3. 45 %	Häufigkeit der Pflanzen mit Abänderungen <sup>1</sup> 22. 3. 45 %	
Temperatur	Tageslänge				
Kühl Minimum 10,2°, Maximum 17,5°	Langtag <sup>2</sup>	338	57,7	3,3	
	Kurztag <sup>3</sup>	346	26,6	4,3	
Tags warm (17—34°) Nachts kalt (0 bis +2°)	Langtag <sup>2</sup>	227	50,2	13,2	
	Kurztag <sup>3</sup>	225	19,1	24,4	
Warm Minimum 17°, Maximum 34°	Langtag <sup>2</sup>	349	72,5	7,5	
	Kurztag <sup>3</sup>	349	62,7	7,5	

<sup>1</sup> Zahlreiche Pflanzen besitzen an den Sproßbasen noch Knospen, die wahrscheinlich zu Normalisierungen werden. Die Zahl der Normalisierungen dürfte im Laufe der Vegetationsperiode erheblich ansteigen, konnte aber infolge der Kriegsverhältnisse nicht mehr festgestellt werden. Eine Aussaat des Jahres 1947, die in ihren Aufzuchtbedingungen ungefähr dem Versuch: Tags warm, nachts kalt, Langtag entsprach, ergab 1948 an 19,5% der Pflanzen von 1001 Bastarden bis zum Februar 1948 mehr als 300 Abänderungen.

<sup>2</sup> 17 Stunden von 4,30—21,30 Uhr. — <sup>3</sup> 12 Stunden von 6—18 Uhr.

obwohl sie den echten Plasmonabänderungen in hohem Maße gleichen. Andererseits ist so gut wie jede Pflanze, die den der Aussaat folgenden Herbst und Winter überlebt, befähigt, an den Überwinterungstrieben zahlreiche der verschiedensten erblichen Abänderungen zu bilden. Behandlung mit tiefen Temperaturen während des Sommers beschleunigt und fördert die Ausbildung von Plasmonabänderungen im anschließenden Herbst und Frühling (vgl. Tabelle 3). Bei den *hirsutum*-Jena- $\times$  *parviflorum*-Bastarden entstanden in den ersten Jahren erbliche Abänderungen ebenfalls nur an überwinterten Pflanzen von Herbstaussaaten, und zwar unabhängig voneinander in großer Zahl (vgl. Tabelle 7) an beliebigen Stellen der oberirdischen Sprosse (vgl. Abbildungen bei MICHAELIS und ROSS 1943). 1944 entstanden an 459 Pflanzen 7mal Abänderungen auch ohne Einwirkung winterlicher Klimabedingungen oder niederer

Tabelle 4. *Wirkung der Tageslänge und der Temperatur auf die Entstehung von*  
Nach Auszählungen im November 1944 und März 1945. Anzahl der Bestäubungen 190,  
Behandlung 33,9%, Aussaat

Versuchsbedingungen		Pflanzen- zahl 24. 7. 44	Sterblich- keit 8. 11. 44 %	Häufigkeit der Pflanzen mit Abänderungen	
Temperatur	Tageslänge			8. 11. 44 %	24. 3. 45 %
Kühl Minimum 10,2°, Maximum 17,5°	Langtag <sup>2</sup>	82	51,2	15,8	47,6
	Kurztag <sup>3</sup>	62	9,8	24,2	75,8
Tags warm (17—34°) Nachts kalt (0 bis +2°)	Langtag <sup>2</sup>	0	—	—	—
	Kurztag <sup>3</sup>	44	25,0	56,8	70,5
Warm Minimum 17°, Maximum 34°	Langtag <sup>2</sup>	134	38,1	44,0	51,5
	Kurztag <sup>3</sup>	137	40,9	36,5	40,9

<sup>1</sup> Unabhängig voneinander entstandene Normalisierungen.

von Abänderungen beim *hirsutum*-*Essen*- $\times$  *parviflorum* Tübingen-Bastard.

Samen 4891, Keimprozent 72,5%, Aussaat 17. 4. 44, Behandlungsdauer 15. 5.—24. 7. 44.

Abänderungstypen (absolute Zahl der abgeänderten Triebe)					
Zur Identifizierung zu klein	<i>adaequatum</i>	<i>stenophyllum</i>	<i>vernicosum</i>	<i>rhytidio-phyllum</i>	<i>irregulare</i>
6	5	4	—	—	—
6	2	2	1	—	—
13	2	24	—	3	—
24	21	34	1	4	3
8	9	16	1	4	2
16	4	13	—	—	—

Temperaturen im Spätsommer. Im folgenden März, d. h. nach Ablauf des Winters, stieg aber die Zahl der Abänderungen auf 621, während alle nicht abgeänderten Pflanzen abstarben. Die Abänderungen entstanden hier an den Überwinterungstrieben, bzw. aus basalen Sproßknospen (vgl. Tabelle 4, Abb. 1b). Ebenso entstehen an den Abänderungen selbst neue, sekundäre Abänderungen in größerer Häufigkeit nur im ersten Frühjahr nach Einwirkung des winterlichen Klimas. Der Einfluß des Winters beruht aber offensichtlich nicht nur auf einer einfachen, direkten Wirkung von Temperatur und Tageslänge, sondern erfolgt auch auf komplexen, nicht völlig überschaubaren Wegen über den gesamten physiologischen Zustand der Pflanzen, wobei die Kohlenhydratbilanz ebenso wie bei dem Auftreten der modifikativen Enthemmungen eine wesentliche Rolle zu spielen scheint. Weiterhin scheinen zum mindesten in bestimmten Fällen die Sekundärvarianten mit der Dauer der Kultur häufiger zu werden. So traten z. B. an *stenophyllum* 1942 an 124 Pflanzen nur 1 Sekundärvariante (= 0,8%), nach weiterer 2jähriger Kultur 1944 an 46 Pflanzen aber 51 Sekundärvarianten (= 110,9%) (vgl. auch Tabelle 11) auf.

Eine Röntgenbestrahlung steigert nach den bisherigen Versuchen noch geringen Umfanges im Frühjahr die Häufigkeit der Plasmonvarianten ohne die

Abänderungen beim *hirsutum*-*Jena*- $\times$  *parviflorum*-*Rentweinsdorf*-Bastard.

Anzahl der ausgesäten Samen 7893, Keimprozent 8,5%, Sterblichkeit bis Ende der und Behandlungsdauer wie Tabelle 3.

Abänderungstypen (absolute Zahl der abgeänderten Triebe) <sup>1</sup>					
Zur Identifizierung noch zu klein	<i>adaequatum</i>	<i>stenophyllum</i>	<i>vernicosum</i> -ähnlich	<i>rhytidio-phyllum</i>	<i>irregulare</i>
26	49	1	15	7	3
67	85	4	14	19	8
—	—	—	—	—	—
11	43	2	—	3	13
41	69	6	3	21	8
30	39	4	2	13	15

<sup>2</sup> 17 Stunden von 4,30—21,30 Uhr. — <sup>3</sup> 12 Stunden von 6—18 Uhr.

Art der Variation wesentlich zu verändern. Im Sommer blieb die Bestrahlung ohne unmittelbaren Erfolg. Sie wirkte im Frühjahr wohl nur über eine Veränderung der Selektionsbedingungen.

e) *Die Ausrichtung der Abänderungen.*

Sämtliche an den *hirsutum-parviflorum*-Bastarden aufgetretenen Abänderungen führen zu einer  $\pm$  weitgehenden Beseitigung der Entwicklungsstörungen. Auf diesen Punkt hat Ross (1946) auf Grund meines Materials schon kurz hingewiesen. Eine rückläufige Abänderung von normaler zu gestörter Entwicklung wurde trotz Vorliegen eines sehr großen Versuchsmaterials nie



Abb. 3. Gleitende Normalisierung des *hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastardes; Unten *stenophyllum-rhytidiophyllum* —, oben *adaequatum*. Die Stecklinge aus verschiedenen Teilen des Sprosses und ihre Nachkommen verhalten sich verschieden.

beobachtet. Sie kann höchstens vorge-täuscht werden durch eine unvollständige Abtrennung, durch Überlagerung und nachträgliche Entmischung verschiedener Abänderungstypen bei der noch zu besprechenden Chimärenbildung. Man kann also in gewisser Beziehung von einer Ausrichtung des Abänderungsvorganges auf die Erreichung des normalen Entwicklungszustandes sprechen. Dieser normale Entwicklungszustand kann im Extrem vollständig erreicht werden, und es kann dadurch eine vollkommene Angleichung an die normalwüchsige Gegenkreuzung mit *parviflorum*-Plasma erfolgen (vgl. auch MICHAELIS 1949a).

f) *Sprunghafte oder gleitende Abänderungen.*

Die Abänderungen treten entweder plötzlich und sprunghaft auf, der abgeänderte Sproß zeigt dann vom Anbeginn an den entsprechenden Abänderungstypus und behält ihn unverändert bei, oder die Normalisierung entsteht langsam und völlig fließend über zahlreiche verschiedene Zwischenstufen (Abb. 3) (vgl. MICHAELIS 1948a). Daß das morphologische Bild eines gleitenden Überganges nicht auf einer Täuschung beruht und nicht durch modifikative Wechselwirkungen verursacht ist, läßt sich dadurch beweisen, daß sich durch Zerlegung eines solchen Sprosses in mehrere Stecklinge 2 oder mehr Abänderungstypen isolieren lassen, die dann ihre Eigenart beibehalten und auf ihre Nachkommen übertragen können. Mit diesen Verhältnissen hängt es auch zusammen, daß häufig  $\pm$  benachbarte Blüten eines Sprosses ganz verschiedene Nachkommen-schaften ergeben können.

g) *Vegetative Konstanz der Abänderungen.*

Durch eine solche Zerlegung der einzelnen Pflanzen und Sprosse in verschiedene Teile und deren Verwendung als Stecklinge gelang es, aus den gestörten



*hirsutum-parviflorum*-Bastarden eine große Zahl der verschiedensten Abänderungen zu erhalten, die durch ihr Aussehen, ihr Verhalten und durch ihre Nachkommenschaft eindeutig voneinander zu unterscheiden sind. Durch eine noch genauere und feinere Unterscheidung und durch Berücksichtigung der verschiedenen Übergangsformen dürfte es ohne Schwierigkeiten möglich sein, die Zahl der einzelnen Abänderungen beliebig zu erhöhen. Die durch Stecklingsbildung isolierten Abänderungen können naturgemäß weiter den Abänderungsvorgängen unterliegen. Gelingt es in solchen Fällen, z. B. infolge Sterilität, fehlendem Ansatz oder infolge schlechter Keimung nicht, durch Kreuzung und Aufzucht einer Nachkommenschaft einen Unterschied zwischen der Ausgangs- und der Folgeform nachzuweisen, so sind die einzelnen Etappen der Normalisierung nicht von Modifikationen zu unterscheiden. Stecklinge, für die ein solches Verhalten angenommen werden könnte, wurden bei diesen Ausführungen nicht weiter berücksichtigt. Alle hier näher zu erwähnenden Abänderungstypen blieben nach ihrer Isolierung durch eine längere Zeit, vielfach durch mehrere Jahre, durch eine Reihe von Stecklingsgenerationen und trotz Behandlung mit den verschiedensten Umweltfaktoren konstant erhalten. Einige seltene neue Abänderungsschritte an vereinzelt Stecklingen können das Bild dieser weitgehenden Konstanz nicht trüben.

#### *h) Das Vorkommen gleicher Abänderungen an verschiedenen Bastarden.*

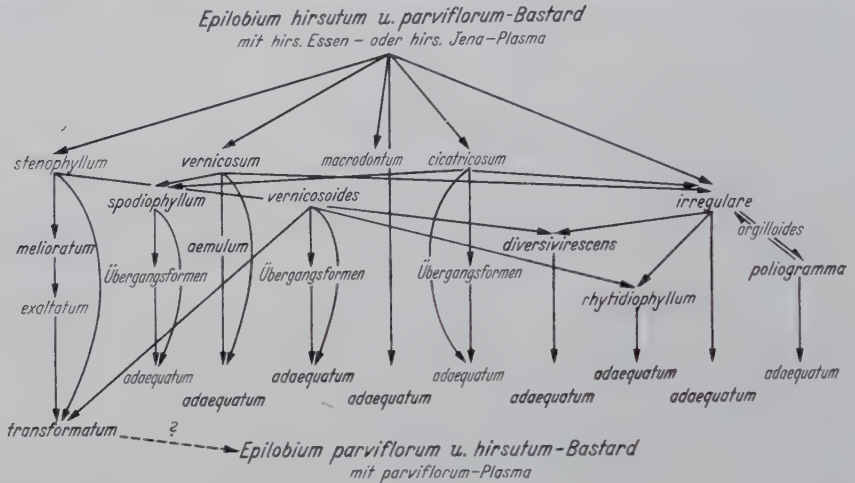
Es ist von besonderem Interesse, daß gleiche oder außerordentlich ähnliche Abänderungstypen nicht nur an verschiedenen Individuen einer Kreuzung, sondern auch an ganz verschiedenen *hirsutum-parviflorum*-Kreuzungen auftreten, an denen einerseits die beiden genotypisch sehr verschiedenen *hirsutum*-Sippen Jena und Essen als Mütter, als Väter eine Anzahl ganz verschiedener *parviflorum*-Sippen beteiligt sind. Es gelang bisher kaum, eindeutige Unterschiede zwischen den einzelnen Kreuzungen aufzufinden, vor allem liegen bisher keine Anzeichen vor, daß für einzelne Kreuzungen ganz bestimmte Abänderungen kennzeichnend sind, es ist höchstens möglich, daß die Abänderungen in den einzelnen Kreuzungen in spezifischer Häufigkeit und Geschwindigkeit auftreten. Es handelt sich also bei der Entstehung der Abänderungen nicht um zufällige, einmalige Ereignisse, sondern um kennzeichnende Vorgänge, die bei allen Individuen verschiedener *hirsutum-parviflorum*-Kreuzungen in zum mindesten ähnlicher Weise ablaufen können.

#### *i) Die verschiedenen Wege der Normalisierung.*

Dieser Ähnlichkeit des Normalisierungsvorganges bei den verschiedenen *hirsutum-parviflorum*-Bastarden steht gegenüber, daß die Normalisierung auch bei einem Pflanzenindividuum auf verschiedenen Wegen, d. h. über verschiedene Abänderungstypen vor sich gehen kann. Sind einmal an einem *hirsutum-parviflorum*-Bastardindividuum z. B. die Abänderungen *stenophyllum*, *vernicosum* oder *irregulare* entstanden, so sind die weiteren Normalisierungsschritte jeweils verschieden. Es ist wahrscheinlich, daß auch der erreichte Endzustand, der ungestörte Entwicklungsablauf, trotz größter Ähnlichkeit der normal gewordenen Abänderungen jeweils nicht völlig identisch ist. Es sind z. B. trotz gleicher vegetativer Entwicklung die aus *stenophyllum* entstandenen

Normalisierungen stets pollenfertil (*transformatum*), die aus *vernicosum* und *irregulare* entstandenen Normalisierungen stets pollensteril (*adaequatum*). Es lassen sich auch unter den verschiedenen *adaequatum*-Klonen ganz geringe Unterschiede im Höhenwuchs, in der Intensität des Blattgrüns und des Anthocyan-gehaltes feststellen, die allerdings erst dann sichtbar werden, wenn eine große Zahl

Tabelle 5. Die fett gedruckten Abänderungen wurden im genetischen Experiment geprüft.



von Stecklingen der einzelnen Klone verglichen werden. Einzelheiten über den Verlauf der Normalisierung sind aus dem Schema der Tabelle 5 zu entnehmen<sup>1</sup>.

#### k) Über die Bildung von Chimären.

Die Tatsache, daß der Normalisierungsvorgang an einer Pflanze und ihren Teilen verschieden schnell und gelegentlich auch auf verschiedenen Wegen verlaufen kann, führt dazu, daß die verschiedenen Abänderungsstufen an einem Sproß nicht nur hintereinander geschaltet sind, sondern auch in mannigfacher Weise neben- und übereinander gelagert sein können und daß dadurch der Anlaß zu einer außerordentlich komplizierten Chimärenbildung gegeben sein kann (Abb. 4). Sektoriale Chimären sind außerordentlich häufig und gaben in den meisten Fällen den Anlaß zur Auffindung der Abänderungen. Meist sind dabei die Abänderungen an einer scharfen Linie deutlich gegeneinander abgegrenzt. Nur bei Abänderungen, die sich unregelmäßig und nur an einzelnen Stellen der Pflanze manifestieren, ist die Abgrenzung der Komponenten einer Chimäre undeutlich und verschwommen. Weiterhin kommen auch Periklinalchimären zum mindesten bei bestimmten Abänderungen häufig vor. Bei *diversivirescens* gehen z. B. die Sektorialchimären regelmäßig sehr schnell in Periklinalchimären über. Es ist meist schwierig und erfordert vielfache Regenerationsversuche, um die beiden Komponenten dieser Periklinalchimäre zu isolieren.

<sup>1</sup> Ross (1946) hat diese Tabelle zum Teil in seine Veröffentlichung übernommen. Die dort noch angegebene Reihe *vernicosum-pallidovariabile-pallidoviride-adaequatum* bezieht sich auf ein Plasmon-induziertes labiles Gen (MICHAELIS 1949 e).



Abb. 4. Entmischung bei der Normalisierung des *hirsutum*-Jena-  $\times$  *parviflorum*-Rentweinsdorf-Bastardes. Bei + noch einige *irregulare* Defekte. Bei O je eine Blatthälfte *diversivirescens*-Periklinalchimäre, die andere Hälfte am linken Blatt *adaequatum*, am oberen *poliogramma*, das auch sonst häufig ist, besonders rechts unten.



Abb. 5. *hirsutum* Essen  $\times$  *parviflorum* Tübingen. *Diversivirescens*-Periklinalchimäre mit sehr breitem gelbgrünem Blattrand, der sich zum Teil über das ganze Blatt ausdehnt.



Abb. 6. *hirsutum* Jena  $\times$  *parviflorum* Rentweinsdorf. *Diversivirescens*-Periklinalchimäre mit sehr schmalen gelbgrünem Blattrand. Die Pflanze ergab *irregulare*-Nachkommen.





Das Verhalten dieser Periklinalchimäre zeigt, daß der Anteil der einzelnen Gewebeschichten an den Organen sehr verschieden sein kann. Bei den *diversivirescens*-Periklinalchimären ist der gelbgrüne Rand an den Laubblättern relativ schmal, er ist an den Blütentragblättern und besonders an den Rosettenblättern relativ breit und kann an manchen Blättern sich über die ganze Blattfläche ausdehnen (Abb. 5 u. 6). Es kann an einzelnen Rosetten der Eindruck entstehen, als würden reine *diversivirescens*-Pflanzen vorliegen, wenn nicht ab und zu immer

Abb. 7a u. b. Mehrfachchimären. a *hirsutum* Essen  $\times$  *parviflorum* Tübingen, *irregulare*-Pflanze. Linke Hälfte des Blattes *poliogramma*, rechte *diversivirescens*-Periklinalchimäre, Blattspitze  $\downarrow \downarrow$  *adaequatum*. b *irregulare*-Pflanze

des *hirsutum*-Jena-  $\times$  *parviflorum*-Rentweinsdorf-Bastardes. Rand der linken Blatthälfte *sedoleucum*, im übrigen *adaequatum* (Periklinalchimäre?), rechte Blatthälfte *diversivirescens*-periklinal.

Tabelle 6. Einkreuzungen von *hirsutum* München in einen Teil der Stecklings-(Klon-) Deszen-

Stecklingsbezeichnung	Abänderungstypus	Entstanden aus	Zahl der untersuchten		Prozent an völlig normalen Pflanzen			
			Blüten	F <sub>1</sub> Pflanzen	Mittelwert des Gesamtstecklings	Minimum	Maximum	D/m <sup>1</sup>
Originalpflanze	rhyt.	—	37	637	59,2	30	90	4,9
339	rhyt.	Original	58	1103	70,4	43	95	2,7
12	irr.	Original	2	40	7,5	0	15	1,7
126	irr.	12	4	37	16,2	10	50	1,1
127	irr.	12	23	361	12,5	0	35	3,0
342	irr.	127	9	147	14,3	5	50	1,3
17	irr.	Original	30	473	14,6	0	60	5,0
341	irr.	17	42	734	15,3	0	15	3,7
340	irr.	17	49	837	20,6	0	100	25,5
141	irr.	17	18	348	16,4	5	35	16,4
347	irr.	141	7	126	9,5	5	25	1,9
140	irr.	17	19	311	13,6	0	25	2,3
142	rhyt.	17	21	364	13,6	0	25	2,3
37	rhyt.	Original	21	365	26,6	10	67	3,7
173	rhyt.	37	29	354	25,1	5	45	3,2
15	rhyt.	Original	37	660	25,5	5	50	3,7
137	rhyt.	15	27	491	36,9	0	75	7,5
17 Stecklinge			433	7388		0	100	25,5

<sup>1</sup> Sicherung des Unterschiedes zwischen Minimum und Maximum.

wieder ein Blatt ein kleines dunkelgrünes Areal in der Nähe der Blattrippe hätte. Ob auch andere Abänderungen periklinale Chimären bilden können, entzieht sich der Kenntnis. Bestimmte Abänderungen, wie *poliogramma* manifestieren sich nur an der Gestaltung bestimmter Zellschichten, z. B. durch eine kennzeichnende Form der subepidermalen Schicht. Sie geben sich daher in anderen Zellschichten nicht ohne weiteres zu erkennen. Gar nicht sehr selten kann auch eine noch kompliziertere Chimärenbildung vorkommen. Es wurden gelegentlich Blätter gefunden, in deren Sektoren ein bestimmter Plasmotyp in verschiedener Intensität ausgeprägt ist (Abb. 15, rechts) oder an deren Gewebe 3 oder sogar 4 verschiedene Abänderungen beteiligt sind. So bestanden z. B. mehrfach Blätter (Abb. 7) aus 3 deutlich unterscheidbaren und scharf getrennten Sektoren, wobei merkwürdigerweise ein Sektor in sich wieder eine periklinale Chimäre war, während die übrigen Sektoren in sich einheitlich zu sein schienen. Welche Vorgänge am Vegetationspunkt den Anlaß zu einer so komplizierten Gewebeanordnung geben, ist weitgehend unbekannt. Chimären dieser Art sind aber ein Zeugnis dafür, daß die Abänderungsschritte auf engstem Raum und gehäuft vor sich gehen. Sie können wertvolle Hinweise über die Reihenfolge der Abänderungsschritte geben.

### 1) Entmischungsvorgänge.

Aus der Art der Chimärenbildung läßt sich weiterhin schließen, daß die Entwicklungsstörungen der ursprünglichen, verzweigten *hirsutum-parviflorum*-Bastarde und die einzelnen Abänderungen auf einem ganzen Komplex verschiedener Störungsfaktoren beruhen, die in den einzelnen Zellen und Geweben

denz der irregulare-Pflanze  $E_2$  (*hirsutum* Essen  $\times$  *parviflorum* Tübingen). (Versuch 1944.)

<i>irregulare</i>					<i>rhytidophyllum</i>				
Prozent der <i>irr.</i> -Pflanzen, Mittelwert des Stecklings	Störungsgrad (Wert 0—4)				Prozent der <i>rhyt.</i> -Pflanzen, Mittelwert des Stecklings	Störungsgrad (Wert 0—4)			
	Durchschnittlicher Störungsgrad aller Nachkommen des Stecklings	Mini-mum	Maxi-mum	D/m <sup>1</sup>		Durchschnittlicher Störungsgrad aller Nachkommen des Stecklings	Mini-mum	Maxi-mum	D/m <sup>1</sup>
		der Einzelblüten F <sub>1</sub>					der Einzelblüten F <sub>1</sub>		
3,1	0,03 ± 0,007	0	0,50	1,9	36,6	0,51 ± 0,03	0,05	1,08	4,4
1,5	0,02 ± 0,005	0	0,21	1,5	22,8	0,34 ± 0,02	0	0,93	4,4
87,5	1,82 ± 0,16	1,42	2,18	2,6	40,0	0,76 ± 0,16	0,53	0,98	1,5
83,8	1,97 ± 0,21	0,50	2,45	3,5	45,9	1,00 ± 0,20	0,60	1,20	1,5
84,5	1,86 ± 0,06	1,25	2,50	5,9	47,4	1,01 ± 0,06	0,30	1,87	5,4
83,7	1,89 ± 0,09	0,50	2,18	3,1	38,8	0,87 ± 0,10	0,45	1,37	2,4
83,5	2,15 ± 0,06	0,98	3,30	6,0	55,8	1,34 ± 0,08	0,40	2,05	5,3
82,8	1,86 ± 0,04	1,05	2,52	4,8	39,4	0,80 ± 0,04	0,33	1,80	5,2
76,7	1,49 ± 0,04	0	2,17	8,7	35,0	0,69 ± 0,04	0	1,76	4,9
79,0	2,11 ± 0,07	1,42	3,15	4,7	53,2	1,33 ± 0,07	0,78	2,35	4,7
87,3	2,17 ± 0,11	1,30	2,79	3,7	57,9	1,46 ± 0,12	0,80	2,03	3,3
82,2	2,03 ± 0,07	1,39	2,50	3,3	49,8	1,14 ± 0,04	0,38	1,83	4,3
8,3	2,05 ± 0,06	1,45	3,13	4,7	53,9	1,24 ± 0,06	0,38	2,25	4,6
2,7	0,04 ± 0,01	0	0,13	1,4	63,3	1,12 ± 0,05	0,88	1,50	2,5
7,1	0,10 ± 0,02	0	0,31	2,6	62,7	1,16 ± 0,06	0,20	2,15	4,8
6,8	0,06 ± 0,01	0	0,23	2,1	71,7	0,93 ± 0,03	0,38	1,50	5,2
4,4	0,02 ± 0,01	0	0,11	1,4	53,4	0,77 ± 0,04	0,35	1,28	4,3
		0	3,30	12,7			0	2,35	9,4

unabhängig voneinander abgeändert werden können. So kann es vorkommen, daß z. B. ein Blatt einheitlich über die ganze Fläche die für das *hirsutum*-Jena- bzw. für das *hirsutum*-Essen-Plasma kennzeichnende Melierung oder die *vernicosum*-Struktur zeigt, während vom selben Blatt ein Sektor im übrigen normal gestaltet, der andere Sektor *rhytidiophyllum*, *diversivirescens* oder *poliogramma* sein kann. Oder es können beide Komponenten Sektoren bilden, die sich unregelmäßig überlagern und durchdringen. Solche Chimären zeigen, daß bestimmte Eigenschaften oder Abänderungstypen durch die Überlagerung, bzw. Durchmischung mehrerer sich unabhängig verhaltender Komponenten entstehen. Sie machen es außerordentlich wahrscheinlich, daß zum mindesten ein Teil der Abänderungen auf Entmischungsvorgängen verschiedenartiger Zellkonstituenten beruht. Die Überlagerung mütterlich vererbter plasmatischer Abänderungen durch die Abänderung *pallidovariabile* ist verständlich, da letztere durch ein labiles Gen bedingt ist. Bei der Durchdringung verschiedener Sektoren mütterlich vererbter Abänderungen ist es notwendig, eine verschiedenartige stoffliche Lokalisation der abgeänderten Plasmotypen anzunehmen. Man könnte vielleicht die Abänderung *diversivirescens* mit einer Abänderung des Plastidoms in Zusammenhang bringen, andere vielleicht mit der Abänderung des Chondrioms oder verschiedener Zytoplasmakonstituenten. Zur Zeit besteht nur der Zwang zu einer verschiedenen Lokalisation, es lassen sich die einzelnen Abänderungstypen (mit Ausnahme des genisch bedingten *pallidovariabile*) noch nicht mit völliger Sicherheit bestimmten Zellkonstituenten zuordnen (MICHAELIS, 1949d).

Die Vorgänge der Abänderung, der Entmischung und Chimärenbildung bringen es mit sich, daß die Prüfung des Erbganges einer Abänderung mit Schwierigkeiten verbunden ist. Besonders bei Abänderungen, die sich schlecht oder unregelmäßig manifestieren, ist häufig die Entscheidung schwer, ob eine Blüte noch der typischen Abänderung oder schon einer weiteren Normalisierung angehört. Bei Periklinalchimären ist die Frage zu entscheiden, welchem Abänderungstyp die Schicht angehört, aus der die Geschlechtszellen entstehen. Bei komplizierten Chimären, wie sie z. B. häufig *irregulare* darstellt, kann jede Blüte, ja sogar Teile einer Blüte eine verschiedene Nachkommenschaft ergeben. Diese Verhältnisse sind aus dem Versuch der Tabelle 6 abzulesen, in dem eine einzige Pflanze in zahlreiche Stecklinge zerlegt wurde und die verschiedenen Blüten der einzelnen Zweige und Stecklinge auf ihre Nachkommenschaften geprüft wurden.

#### m) Modifikative Beeinflußbarkeit der Abänderungen.

Diese Verhältnisse werden noch weiter dadurch kompliziert, daß zum mindesten ein Teil der Abänderungen derselben starken modifikativen Beeinflussung zugänglich ist, wie das für alle gestörten Bastarde mit *hirsutum*-Essen- und *hirsutum*-Jena-Plasma bekannt ist (z. B. Ross 1948, IV). Abänderungen wie *stenophyllum* und *vernicosum* werden durch sehr verschiedene Umwelts- und Ernährungsverhältnisse nur wenig verändert. Die Abänderung *irregulare* ist wie die gestauchten Ausgangsbastarde stark modifikativ veränderlich. An kräftig ernährten Pflanzen, z. B. an Tochttersprossen, die an Ausläufern entstehen oder an 2jährigen Pflanzen, manifestieren sich die Entwicklungsstörungen in auffallend geringerem Maße als an den Sämlingspflanzen. Sie können weitere Normalisierungen vortäuschen.



## n) Beschreibung der wichtigsten Abänderungen.

Im folgenden seien die wichtigsten Abänderungen in ihren wesentlichen Merkmalen kurz beschrieben. Die Häufigkeit ihres Auftretens<sup>1</sup> bei den *hirsutum*-Jena- $\times$  *parviflorum*-Rentweinsdorf-Bastarden ist aus Tabelle 7 zu entnehmen, entsprechende etwas ausführlichere Tabellen werden später für den *hirsutum*-Essen- $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastard folgen.

1. Dem ursprünglichen *hirsutum* ♀  $\times$  *parviflorum* ♂-Bastarden stehen zweifellos am nächsten die Abänderungen: *stenophyllum*, *vernicosum*, *cicatricosum* und *macrodontum*. Alle 4 zeigen noch in  $\pm$  starkem Maße deutlich die herabgesetzte Lebensfähig-

keit, die dunkelgrünen, glänzenden und etwas fleischigen Blätter und die geringe Blühwilligkeit, die auch für den Ausgangsbastard kennzeichnend sind. Ihnen gegenüber ist aber die Stauchung bei *stenophyllum* und *cicatricosum* weitgehend, bei *vernicosum* und *macrodontum* vollkommen verlorengegangen, so daß diese Abänderungen sich in ihrer Höhe dem reziproken *parviflorum* ♀  $\times$  *hirsutum* ♂-Bastard  $\pm$  angeglichen haben. Die

4 Abänderungen lassen sich aber nicht einfach dadurch kennzeichnen, daß bestimmte Eigenschaften der gestörten Ausgangsform in Wegfall kommen. Sie stellen in vielen morphologischen und physiologischen Eigenschaften gegenüber den beiden reziprok verschiedenen *hirsutum*- $\times$  *parviflorum*-Bastarden etwas völlig Neues dar. Eine nähere Beschreibung der 3 Abänderungen: *stenophyllum*, *vernicosum* und *macrodontum* erübrigt sich mit dem Hinweis auf die Angaben und Abbildungen bei MICHAELIS und ROSS (1943, S. 37—40).

Im Laufe der mehrjährigen Kultur traten an *stenophyllum* und *vernicosum* — *macrodontum* ging frühzeitig verloren — mehrfach neue Abänderungen auf, häufiger an dem noch stärker gestörten *stenophyllum*, seltener an dem schwächer gestörten *vernicosum*. Der weitere Abänderungsvorgang, der in den meisten Fällen gleitend vor sich ging, ist für die Abänderungen *stenophyllum* bzw. *vernicosum* kennzeichnend, was sich nicht nur an dem erreichten Endzustand, sondern vor allem an den Zwischengliedern bemerkbar macht.

Tabelle 7.

1942 traten an 4 Pflanzen des *hirsutum*-Jena- $\times$  *parviflorum*-Rentweinsdorf-Bastardes unabhängig voneinander mehr als 21 noch nicht scharf voneinander geschiedene Abänderungen auf, die als Stecklinge zerteilt in den folgenden Jahren folgende Abänderungstypen ergaben:

	1942	1943	1944	1945	
<i>adaequatum</i> . . . . .	5	42	43	15	
<i>rhytidiophyllum</i> . . . .	0	3	12	1	
<i>poliogramma</i> . . . . .	0	17	20	23	
<i>stenophyllum</i> . . . . .	6	7	0	0	
<i>vernicosum</i> . . . . .	0	0	2	0	
<i>transformatum</i> . . . . .	4	4	0	0	
<i>irregulare</i> . . . . .	5	29	70	1	
<i>diversivirescens</i> . . . .	1	22	21	12	
<i>melioratum</i> . . . . .	0	2	5	0	
<i>exaltatum</i> . . . . .	0	0	0	0	
$\Sigma$	21	126	173	52	372

1943 wurden 58 Stecklinge mit 104 Rosetten, 1944 554, 1945 154 und 1946 5 Stecklingsrosetten des Ausgangsbastardes kultiviert.

<sup>1</sup> Mein Mitarbeiter, Herr Dr. Ross, wird die Entstehungsgeschichte der einzelnen Abänderungen an Hand meines Beobachtungsmaterials noch ausführlich schildern. Hier erfolgt nur eine kurze zusammenfassende Übersicht.

2. Bei der Normalisierung von *stenophyllum* bleibt besonders die fleischige Struktur der Blätter, die Neigung zur Blattverschmälerung, das Fehlen der Behaarung und der damit verbundene Glanz der Blätter und schließlich die Unfähigkeit zur Anthocyanbildung erhalten, während ein erhebliches Längenwachstum des Sprosses und eine Vergrößerung der Blätter einsetzt.

Eine solche mehrfach isolierte Gruppe von Zwischenformen wurde mit dem Namen *melioratum* bezeichnet. Sie ist gekennzeichnet durch schmalblättrige,



Abb. 8. Normalisierung von *stenophyllum* des *hirsutum*-Jena- $\times$ -*parviflorum*-Rentweinsdorf-Bastardes. Links kräftiges *stenophyllum*, auf der linken Seite ein *melioratum*-Ast, der an der Basis einen *transformatum*-Ast (+) gebildet hat. Rechts *melioratum*-Pflanze.

dunkelgrüne, aber keineswegs deformierte Rosettenblätter ohne Anthocyan. Zur Blütezeit (Abb. 8) wird mindestens die Höhe der reziproken Kreuzung erreicht. Nadel förmige Blätter, wie sie bei *stenophyllum* häufig vorkommen, fehlen. Die Folgeblätter haben eine verschälerte, aber im Gegensatz zu den fast rundlichen, nadel förmigen Blättern von *stenophyllum* deutlich ausgebildete Lamina, die jedoch ab und zu unregelmäßig buckelig und asymmetrisch wird. Die Blätter sind kahl, glänzend und nur noch wenig dunkler grün als die der reziproken Kreuzung. Die Pflanzen bilden

meist einige wenige Blüten, während das typische *stenophyllum* nicht zur Blüte kommt, sondern Blüten nur an beginnenden Normalisierungen entstehen läßt, die dann *melioratum*  $\pm$  entsprechen. Die früher für *stenophyllum* angegebenen Pollenzählungen (MICHAELIS und ROSS 1943, Tabelle 3, S. 42) mit 1,7% lebenden Pollen gehören zu *melioratum*-Normalisierungen, die fließend auf *stenophyllum* entstanden.

3. Von besonderem Interesse ist eine weitere Gruppe von Normalisierungen, die eine ausgesprochene Heterosis zeigt. Sie wurde mit dem Namen *exaltatum* belegt. Die Rosetten sind völlig normal bis auf die etwas dunklere Blattfarbe und das fehlende Anthocyan. Die Pflanzen werden zur Blütezeit in den Töpfen übermannsgroß, haben eine sparrige Verzweigung, sehr lange Internodien und sehr große Blätter von normaler Ausbildung. Die Blätter sind etwas dunkler grün, glänzen nur schwach wegen einer Behaarung, die etwas lockerer und kürzer ist als bei der reziproken Kreuzung. Beim Vergilben der Blätter entsteht etwas Anthocyan. Die Pflanzen blühen reich, die Fruchtknoten sind außerordentlich

lang, setzten aber nicht an. Die Antheren sind wie bei *melioratum* schlecht fertil. Das auffallende, heterotische Verhalten dieser zu normal überleitenden Abänderung ergibt sich aus folgenden Zahlen (Tabelle 8).

Tabelle 8.

	Höhe cm	Blattgröße mm	Frucht- knotenlänge mm
<i>hirsutum</i> Essen ♀ × <i>parviflorum</i> Tübingen ♂ . .	4—6	—	—
<i>stenophyllum</i> . . . . .	30—50	25 × 3	—
<i>melioratum</i> . . . . .	150	95 × 23	42
<i>exaltatum</i> . . . . .	210	130 × 23	50
<i>transformatum</i> . . . . .	120	100 × 30	35
<i>parviflorum</i> Tübingen ♀ × <i>hirsutum</i> Essen ♂ . .	120	100 × 30	35

Es wiederholt sich hier also in besonders drastischer Weise die schon vielfach beobachtete Erscheinung, daß ganz schwache Plasmaunterschiede zu Heterosis führen und daß erst stärkere Plasmaunterschiede Entwicklungsstörungen hervorrufen. Das Heterosisproblem ist also nicht nur von der Seite der Gene her angreifbar, sondern hat auch eine Plasmon-abhängige Seite. Ein wesentlicher Teil der Heterosisfälle scheint erst durch die Wechselwirkungen geeigneter Gene mit einem geeigneten Plasmon zu entstehen und kann ganz allgemein durch die stimulierende Wirkung geringster Entwicklungsstörungen zwischen den Gliedern des genetischen Systems gedeutet werden.

4. Das Schlußglied der Normalisierung von *stenophyllum* stellt die *transformatum*-Abänderung dar. Sie gleicht in ihren vegetativen Eigenschaften völlig *adaequatum* und wurde in den ersten Jahren auch von dieser Abänderung noch nicht unterschieden. Eine genaue Untersuchung der Blüten zeigte, daß alle vermeintlichen *adaequata*, die aus *stenophyllum* entstanden waren, pollenfertil, die aus anderen Abänderungen entstandenen typischen *adaequata* so gut wie pollensteril sind (vgl. MICHAELIS und ROSS 1943, S. 42, Tabelle 3). 1944 wurden bei *transformatum*  $42,19 \pm 1,73\%$  lebender Pollen gezählt, eine Zahl, die völlig mit der Fertilität der reziproken *parviflorum*-Tübingen ♀- × *hirsutum*-Essen ♂-Kreuzung (Zählungen 1943:  $42,9 \pm 3,5\%$ ) übereinstimmt.

Die *transformatum*-Abänderungen entstanden außer aus dem *stenophyllum* des *hirsutum*-Essen × *parviflorum*-Tübingen-Bastardes auch direkt aus einigen *hirsutum*-Jena- × *parviflorum*-Kreuzungen und zwar mit den *parviflorum*-Sippen Rentweinsdorf, Weinbergsee und Gutshof. Einige Pollenzählungen sind in Tabelle 9 zusammengestellt.

Bei *adaequatum* sind also nur die vegetativen Unterschiede gegenüber dem reziproken Bastard in Wegfall gekommen, während bei *transformatum* eine vollständige Angleichung an diesen erfolgt. Es ist interessant, daß diese vollständige Angleichung, soweit dies erkennbar ist, bisher nur auf dem Wege über *stenophyllum*, nicht aber über *vernicosum*, *irregulare* usw. möglich war.

Die Häufigkeit, in der die Abänderungen entstanden, gibt folgende Tabelle 10 wieder.

Die Abänderungen von *vernicosum*. Während bei *stenophyllum* nur ein Weg der Normalisierung über *melioratum*-*exaltatum*-*transformatum* beobachtet wurde, besteht bei *vernicosum* eine größere Zahl von verschiedenen Möglichkeiten.



Tabelle 9.

<i>hirsutum</i> -Jena- × <i>parviflorum</i> - Sippe	<i>hirsutum</i> ♀ × <i>parviflorum</i> ♂				<i>parviflorum</i> ♀ × <i>hirsutum</i> Jena ♂ Lebender Pollen %
	<i>adaequatum</i>		<i>transformatum</i>		
	Pflanze, Steckling <sup>1</sup> Nr.	Lebender Pollen %	Pflanze, Steckling <sup>1</sup> Nr.	Lebender Pollen %	
Weinbergsee . .	42.8641.2.II.	3,0 ± 0,93	42.8541.2.I.	62,33 ± 2,96	56,25 ± 0,83
Rentweinsdorf {	42.8651.4.IV.	4,1 ± 0,98	42.8651.4.VI.	51,2 ± 2,63	48,13 ± 0,92
	42.8651.2.VI	8,1 ± 1,83	42.8651.2.Org.	37,0 ± 2,47	
	XI.	5,6 ± 1,13	II.	44,8 ± 3,12	
			IV.	45,1 ± 1,84	
	42.8651.1. Σ.	1,9 ± 0,73	42.8651.1.XXII.	29,8 ± 2,25	

<sup>1</sup> Die arabischen Zahlen geben die Aussaat- und Pflanzennummern, die römischen die Nummer des Stecklings an.

5. Sehr bemerkenswert ist, daß aus *vernicosum*, wenn auch selten, ein typisches *irregulare* entstehen kann. Es können die Eigenschaften des noch zu besprechenden *irregulare*-Komplexes zusätzlich zu der *vernicosum*-Struktur hinzutreten, wodurch allerdings das Bild von *irregulare* verschleiert werden kann. In zwei Fällen ging aber gleichzeitig mit der Entstehung von *irregulare* die *vernicosum*-Struktur verloren. Auf der nun *adaequatum*-ähnlichen Grundstruktur der Blätter konnten dann die typischen Störungen von *irregulare* eindeutig zum Ausdruck kommen. Das Auftreten von typischen *irregulare* ergab sich auch daran zu erkennen, daß sekundär aus dem *irregulare* aus *vernicosum* nicht nur in 5 Fällen *rhytidiophyllum* entstand, sondern daß sich in einem Falle sogar das *irregulare* in typischer Weise in *poliogramma* und *diversivirescens* weiter entmischte (Abb. 9). Es wird noch zu besprechen sein, daß diese 3 Abänderungen sehr häufig aus *irregulare* entstehen. Nachdem auch unter den Nachkommen

Tabelle 10.

*Stenophyllum* entstand 1941 an 2 Pflanzen (E<sub>4</sub>; 1941, 8025, 1) von 13 *hirsutum*-Essen- × *parviflorum*-Tübingen-Bastarden 4mal. 1947 war an einer *hirsutum*-Essen- × *parviflorum*-Tübingen-Aussaat von 1078 Pflanzen bis März 1948 *stenophyllum* auffallend selten, nur 5mal aufgetreten. Weitere Zahlen finden sich in Tabelle 3. Die Häufigkeit des Auftretens an den *hirsutum*-Jena- × *parviflorum*-Bastarden ist in Tabelle 4 und 7 angegeben. Das weitere Schicksal der *stenophyllum*-Pflanzen aus *hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen ist aus folgender Zusammenstellung zu entnehmen.

In den Jahren	wurden kultiviert		An diesen Pflanzen entstanden unabhängig voneinander und wurden weiter kultiviert				
	Töpfe	Pflanzen	<i>transformatum</i>	<i>exaltatum</i>	<i>melioratum</i>	<i>diversivirescens</i>	<i>irregulare</i>
1941	4	4		—	—	—	—
1942	121 + 3	?	1	—	—	—	—
1943	22 + 12	?	12	—	—	—	1
1944	34 + 12	81 + ?	39	1	10	1	—
1945 <sup>1</sup>		36 + 19	3	—	1	—	1
1946 <sup>1</sup>		1 + 3	—	—	—	—	—

<sup>1</sup> Von den Klonen der Abänderungen konnte 1944/45 nur  $\frac{1}{3}$  des Materials gerettet werden, doch mußte die Vermehrung 1946 infolge der ungünstigen Zeitverhältnisse ganz aufgegeben werden.

von *vernicosum* dieselben Typen des *irregulare*-Komplexes in mannigfacher Kombination auftreten, so ist anzunehmen, daß *vernicosum* den *irregulare*-Komplex in sich schließt und sowohl *irregulare*, wie das Rest-*vernicosum* unabhängig voneinander abändern.

6. Außer der Neuentstehung der *irregulare*-Merkmale besteht noch eine weitere Möglichkeit der Abänderung insoferne, als parallel zu dem Abänderungsvorgang von *stenophyllum* die für die *vernicosum*-Abänderung kennzeichnenden Eigenschaften langsam abklingen und gleichzeitig Sproß- und Blattwachstum verstärkt werden. Es verschwindet der fettige Glanz, die narbig-buckelige Blattoberfläche und die dunkle Blattfärbung. Es ist bemerkenswert, daß diese Eigenschaften aber nur in sehr hohem Maße, jedoch nicht restlos abklingen. Die Rosettenblätter auch der am weitesten gegangenen Normalisierungen wirken noch etwas buckelig-rau und auch die Folgeblätter bekommen nicht die völlig glatte Lamina der reziproken Kreuzung und der übrigen *adaequata*.

Die auf solche Weise  $\pm$  normal gewordenen Pflanzen lassen sich in 2 Gruppen scheiden. Bei dem Abänderungstyp *aemulum* bleibt der Glanz von *vernicosum* und die dunkle Blattfarbe länger erhalten, während sich die Blätter vergrößern und die Internodien verlängern.

7. Andere Normalisierungen gleichen dem früher als *spodiophyllum* bezeichneten Abänderungstyp, der durch die Behaarung eine stumpf graugrüne Farbe erhält. Die sparrig verzweigten Stecklinge dieser Abänderung zeigen durch ihren kräftigen Wuchs eine deutliche Heterosis an, die allerdings nicht an die der *exaltatum*-Pflanzen heranreicht.

Diese Normalisierungen von *vernicosum* über *spodiophyllum* oder über *aemulum* erfolgen fast stets völlig fließend. Auch die verschiedenen isolierten Stecklinge oder Triebe zeigen alle Zwischenstufen, so daß eine Zuordnung zu bestimmten Abänderungstypen schwierig werden kann.

8. Unabhängig von diesen Wuchseigenschaften kann sich die Blütenfarbe verändern. Die Blütenfarbe von *vernicosum* ist in der Regel dasselbe Rot, wie es für die reziproke Kreuzung und die meisten Abänderungen kennzeichnend ist (nach OSTWALD 10 l c). Es kommen aber auch Pflanzen vor, deren Blütenfarbe ein dem *parviflorum* ähnliches, helles Fleischrot (11 e a) ist, das beim Abwelken der Blüten in eine fast kirschrote Farbe (9,7 n a) übergeht.

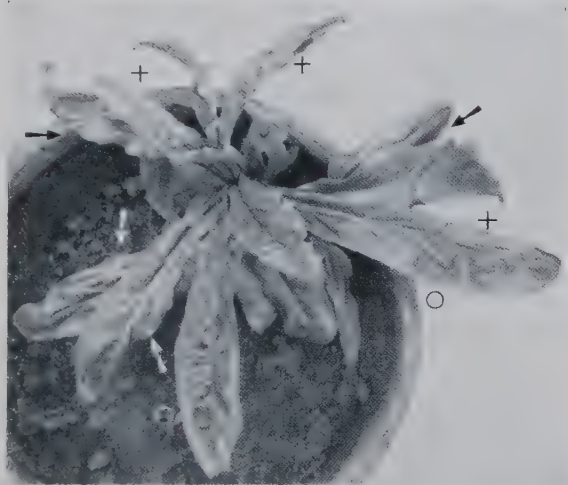


Abb. 9. Entmischung einer ehemaligen *vernicosum*-Pflanze des *hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastardes. Bei + typische *irregulare*-Defekte, bei - etwas *poliogramma*, bei O *diversivirescens*-periklinal. Im Sommer war nurmehr *rhytidiphyllum* und *diversivirescens* erhalten.

Sowohl unter den *aemulum*-, wie unter den *spodiophyllum*-Pflanzen finden sich nun Triebe, gelegentlich in sektorialer Verteilung, die entweder das normale Rot (1944: 5 blühende Triebe) oder das helle Fleischrot (1944: 11 blühende Triebe) besitzen. Diese Farbunterschiede fallen hier an den gegenüber *vernicosum* vergrößerten Blüten in viel höherem Grade auf. Die Häufigkeit des Auftretens der hier besprochenen Abänderungen gibt entsprechend Tabelle 10 die Tabelle 11 an.

9. Im Frühjahr 1948 wurden an 1078 Pflanzen der vorjährigen *hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Aussaart 24 Pflanzen der neuen Abänderung *cicatricosum* gefunden. Die Rosetten dieser Ab-



Abb. 10. Pflanze der Abänderung *cicatricosum* (*hirsutum* Essen  $\times$  *parviflorum* Tübingen).

änderung konnten zuerst noch nicht von denen der Abänderung *vernicosum* unterschieden werden. Am Folgesproß (Abb. 10) fielen die spatelförmigen Blätter auf, die in einen relativ langen, geflügelten Blattstiel verschmälert waren. Diese fleischigen, infolge einer kurzen Behaarung graugrünen Blätter waren auf ihrer Lamina tief narbig-buckelig. Im Laufe des Sommers verschmälerten sich die Blätter zu langen, vielfach buckelig verbogenen Gebilden, die eine entfernte Ähnlichkeit mit den *stenophyllum*-Blättern aufwiesen. Die Abänderung *cicatricosum* ist verhältnismäßig labil. Schon im ersten Jahre entstanden an den 51 kultivierten Stecklingen zahlreiche sekundäre Abänderungen. Verhältnismäßig häufig entstand *irregulare*. An 5 Stecklingen trugen die sonst nicht veränderten Blüten typische *irregulare*-Defekte, 17 Stecklinge verloren aber die *cicatricosum*-Eigenschaften, vor allem die narbige

Blattstruktur vollkommen und wurden völlig zu *irregulare*, 4 Stecklinge zu *rhytidiphyllum*. *Adaequatum* entstand 5mal an Seitentrieben in sprunghafter Weise, während an 3 Pflanzen die Hauptachse in besonders schöner und

#### Tabelle 11.

*vernicosum* entstand 1941 an 2 Pflanzen ( $E_3$ ,  $E_{16}$ ) von 13 *hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastarden je 1mal. *Spodiophyllum* entstand 1941 an 1 Pflanze von 10 *hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastarden 1mal (vgl. auch Tabelle 3, 4 und 7). An der Aussaat 1947 entstand *vernicosum* verhältnismäßig häufig. An 1078 Pflanzen des *hirsutum* Essen-  $\times$  *parviflorum*-Bastardes war *vernicosum* 96mal gefunden worden. Auszählungen des relativ schwer zu erkennenden *spodiophyllum* unterblieben.

In den Jahren	<i>spodiophyllum</i>		<i>vernicosum</i>					
	wurden kultiviert		Es wurden kultiviert		An diesen Pflanzen entstanden unabhängig			
	Töpfe	Pflanzen	Töpfe	Pflanzen	<i>adaequatum</i>	<i>aemulum</i>	<i>spodio-phyllum</i>	<i>irregulare</i> -Komplex
1941	1	1	4 + 1	?	—	—	—	—
1942	8	8	43 + 1	?	—	—	—	—
1943	6	?	22 + 1	?	—	—	—	—
1944	6	> 14	29 + 1	94 + 1	9	24	7	1
1945	—	3	—	64 + 4	—	2	—	11
								1



überzeugender Weise gleitend und fließend in *adaequatum* übergang. An 5 Stecklingen entstanden unter Beibehaltung aller übrigen Eigenschaften Blüten mit auffallend schmalen Kronblättern (ähnlich Abb. 19 unten). *Vernicosum* entstand 3mal, *spodiophyllum* 1mal.

10. *Vernicosum* verhältnismäßig nahe steht die Abänderung *vernicosoides*, die 4mal aus vier verschiedenen Pflanzen des *hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastardes entstand. Zweimal wurde sie aus dem basalen Teil eines fließenden Überganges zu *adaequatum* isoliert. Die Rosetten haben die charakteristische *vernicosum*-Struktur, d. h. eine glänzende, narbig buckelige Oberfläche. Die Rosetten sind nur deutlich kleiner als die von *vernicosum*. Mit dem Auswachsen der Rosetten verschwindet oft die narbige Blattstruktur und die Pflanzen gleichen sich in hohem Maße *adaequatum* an, um im folgenden Jahre wieder die typischen genarbtten Rosetten zu bilden. Übergänge zu *adaequatum*, die nicht selten vorkommen, sind daher mit Sicherheit nur an dem Aussehen der Rosetten zu erkennen (Abb. 11). Das weitere Verhalten von *vernicosoides* ist aus der Tabelle 12 zu entnehmen.

11. Der *irregulare*-Komplex. Ein besonders interessanter Abänderungstyp ist *irregulare*. Er ist durch seine unregelmäßige Manifestation und durch die Ineinanderschachtelung der verschiedensten Gewebeformen gekennzeichnet, die zu einer sehr unregelmäßigen Ausbildung von Blättern und Blüten führt.

An den *irregulare*-Blättern lassen sich folgende Gewebeformen unterscheiden: Am auffälligsten sind die Gewebeausfälle, die durch eine vorzeitige Sistierung der Zellteilungen oder durch eine vollkommene Stilllegung des Zellwachstums und der Zelldifferenzierung der meristematischen Zellen entstehen (Abb. 12). Auf solche



Abb. 11. Topf einer (*hirsutum* Essen  $\times$  *parviflorum* Tübingen) *vernicosoides*-Pflanze. Nur die untersten Rosetten sind typisch entwickelt, die obersten sind *adaequatum* geworden.

Tabelle 12.

In den Jahren	wurden kultiviert		An diesen Pflanzen entstanden unabhängig voneinander und wurden weiter kultiviert			
	Töpfe	Pflanzen	<i>adaequatum</i>	<i>transformatum</i>	Übergang von <i>vernicosoides</i> zu <i>adaequatum</i>	<i>irregulare</i> -Komplex
1941	2	2	—	—	—	—
1942	13 + 3	25	4	—	—	—
1943	17 + 2	> 50 + 2	4	—	—	—
1944	29 + 2	106	20	2	2	6
1945	—	27 + 25	6	—	6	1

Weise kann z. B. eine Blatthälfte auf einen dünnen, weißen, knorpeligen Streifen reduziert werden. Im extrem können die Blätter auf dornartige oder nadel-förmige Rudimente rückgebildet werden (Abb. 13). Meistens entstehen aber nur unregelmäßige Gewebeausfälle, die zu Verbiegungen und Verkrümmungen der Blätter führen (vgl. Abb. 11 bei MICHAELIS und ROSS 1943, S. 43). Neben diesen Deformationen kommt eine bunte Überlagerung von blaß- und hellgrünen Gewebeteilen vor, die zu einer unregelmäßigen Fleckung und Marmorierung des Blattes führen. Weiterhin kann man silbergrau glänzende Blatt-

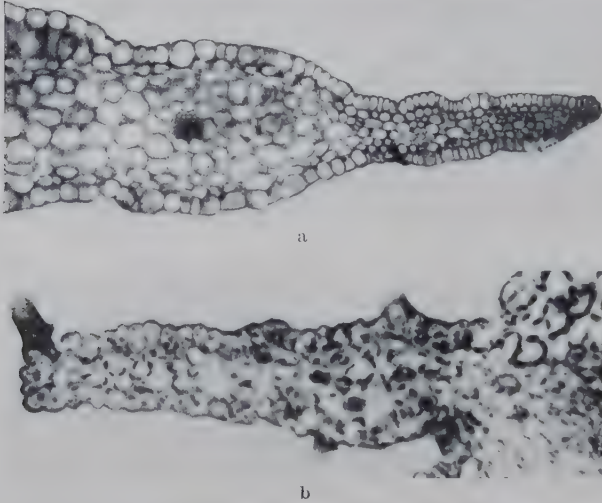


Abb. 12 a u. b. Blattquerschnitte durch *irregulare*-Blätter. a Blatt mit knorpeligem Randdefekt. Die Zelldifferenzierung ist unterblieben; b Blattrippe (rechts) mit Lamina, die infolge Unterbrechung der Zellteilungen auf einen schmalen Streifen reduziert ist. Das Palisadenparenchym ist ausgefallen.

partien beobachten, die durch Lücken zwischen Epidermis und Parenchym entstehen, und schließlich findet man auf den Blättern dunkelgrüne Wülste, die vielfach ebenfalls Unregelmäßigkeiten der Blattform ergeben. Alle diese Gewebeformen kommen in mannigfacher Weise kombiniert vor. Ein Teil der Blätter kann aber besonders an 2jährigen Pflanzen völlig normal sein, andere Blätter derselben Pflanze können extrem gestört sein. Trotz dieser sehr unregelmäßigen Manifestation der *irregulare*-Merkmale

sind aber doch die einzelnen *irregulare*-Klone durch ganz verschieden starke Störungsgrade gekennzeichnet. Extreme *irregulare*-Pflanzen bleiben infolge Ausfalls assimilierender Blattfläche oft sehr klein und hinfällig; schwach gestörte *irregulare*-Pflanzen können eine geringe Heterosis zeigen.

Während im Sommer die Überlagerung und Durchmischung der verschiedenen Gewebeformen meist sehr eng und unübersichtlich ist, lassen sich im Frühjahr aus *irregulare* mindestens 3 deutlich unterscheidbare Abänderungstypen isolieren.

12. Ein besonders charakteristischer Wuchstyp ist *poliogramma*. Er ist durch normal entwickelte, nur etwas schmalere Blätter gekennzeichnet, die keine Blattdefekte mehr besitzen, deren Blattoberfläche aber von zahlreichen, unregelmäßigen, silbergrauen Streifen und Linien überzogen ist, die durch Anastomosen zu einem dichten Netz verschmelzen können (Abb. 15). Die silbergraue Färbung entsteht dadurch, daß an diesen *poliogramma*-Streifen die sehr locker stehenden Palisadenzellen die Epidermis nicht erreichen. Es entstehen Hohlräume, die entfernt an die Atemkammern von *Marchantia* erinnern (Abb. 16). Diese kennzeichnende Erscheinungsform von *poliogramma* kann

durch Kombination mit anderen Abänderungstypen, z. B. mit *diversivirescens* erheblich modifiziert werden. Erst die teilweise Überlagerung in Chimären gibt die Möglichkeiten, solche Kombinationen richtig zu deuten. *Poliogramma* entsteht besonders häufig an stark gestörten *irregulare*-Klonen (z. B. E<sub>7</sub>, vgl.



Abb. 13 a u. b. a Starke *irregulare*-Pflanze aus der Kreuzung [(*hirsutum* Essen  $\times$  *parviflorum* Tübingen) *irregulare*]  $\varnothing$   $\times$  *hirsutum* München  $\sigma$ ; b extrem gestörte Blätter neben einem normalen Blatt.

Tabelle 13) und häufiger im *hirsutum*-Jena-, als im *hirsutum*-Essen-Plasma (vgl. Tabelle 13 mit 7). Isolierte *poliogramma*-Triebe können unter Verlust der Streifung völlig normal werden, sie können aber auch wieder in *irregulare* zurückschlagen und sich weiterhin wie dieses verhalten. Der morphologisch sehr auffällige Abänderungsschritt von *irregulare* zu *poliogramma* ist also reversibel. Er weicht in dieser Beziehung von allen anderen Abänderungsvorgängen ab.



13. Bei diesem Übergang von *poliogramma* zu *irregulare* entsteht gelegentlich die Abänderung *argynnoides* (Abb. 14). Die silbrigen *poliogramma*-Streifen verbreitern sich an den netzartigen Verbindungsstellen zu gelbgrünen Flecken mit eingefallenem Gewebe. Diese gelbgrünen Flecken liegen über die Blattfläche in einem unregelmäßigen Muster verteilt, ähnlich den Flecken eines Perlmutterfalters. Mehrfach konnte sogar ein gleitender Übergang von *poliogramma* zu *argynnoides* auf der Fläche eines Blattes beobachtet werden.

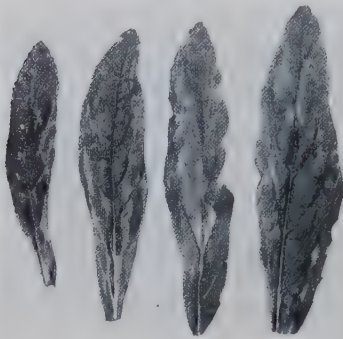


Abb. 14. *argynnoides*-Blätter des *hirsutum*-Essen- × *parviflorum*-Tübingen-Bastardes.

Greift dieses Gewebe auf den Vegetationspunkt über, so entstehen erst Sektoralchimären, dann aber sehr schnell Periklinalchimären mit gelbgrünem



Abb. 15. Blätter von *poliogramma*-Pflanzen (*hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen). In der Mitte typisches *poliogramma* mit locker gelagerten Streifen. Rechts Blatt einer Chimäre, dessen rechte Hälfte eine besonders dichte Streifung trägt. Linkes Blatt mit dichter *poliogramma*-Streifung über *diversivirescens*.

14. An den *irregulare*-Pflanzen treten besonders häufig im *hirsutum*-Jena-, seltener im *hirsutum*-Essen-Plasma gelbgrüne Gewebeteile auf, die sich nur durch ihren Chlorophyllgehalt vom normalen Gewebe unterscheiden.

Rand (Abb. 5 und 6). Rein gelbgrüne Sprosse lassen sich nur schwer isolieren und haben eine verringerte Lebensfähigkeit. Sie wurden als *diversivirescens* bezeichnet. Die einzelnen *diversivirescens*-Klone unterscheiden sich sehr in der Art der Gelbgrünfärbung, manche sind deutlich von den normalgrünen Pflanzen zu unterscheiden, andere sehr schwer. Sie sind dann sicher nur an den Periklinalchimären zu erkennen. Alle *diversivirescens*-Rosetten dunkeln mit dem Auswachsen ± stark nach und geben Pflanzen, die sich in ihrem vegetativen Aufbau vom reziproken Bastard nur wenig unterscheiden. Auch *diversivirescens* kann in Kombination mit manchen anderen Abänderungstypen vorkommen und damit die Erscheinungsform wechseln (vgl. Abb. 15). *Irregulare*-Störungen kommen nicht wieder vor.

Eine *diversivirescens*-Periklinalchimäre unterschied sich von allen übrigen durch ihren besonders breiten gelbgrünen Blattrand der Rosettenblätter, der sich häufig über das ganze Blatt ausdehnte. Der Folgesproß blieb sehr schwach und hatte auffallend sparrigen Wuchs, kleine und verdrehte

Blätter und bildete keine Blüten. Ob hier *diversivirescens* eine größere Zahl von Zellschichten umfaßte oder über einer anderen Abänderung lag, ließ sich nicht entscheiden.

Unter den *diversivirescens*-Periklinalechimären mit normalem, *adaequatum*-ähnlichem Wuchs lassen sich 2 weitere Typen unterscheiden. Bei dem einen ist der gelbgrüne Randstreifen der Blätter sehr schmal, heller gelbgrün und macht einen etwas knorpeligen Eindruck (Abb. 6), bei dem anderen ist der Randstreifen nur wenig heller als die übrige Lamina, er ist relativ breit und unterscheidet sich in seiner Struktur nicht wesentlich von der übrigen Blattfläche (Abb. 5).

15. Weiterhin kann aus *irregulare* die Abänderung *rhytidiophyllum* entstehen. *Rhytidiophyllum*-Pflanzen sind meist weitgehend normal und ähneln *adaequatum*. Erst bei genauerem Suchen und bei Kultur über mehrere Jahre findet man auf den etwas heller grünen Blättern vereinzelte dunkelgrüne Streifen, Runzeln oder Falten (Abb. 18a). An den Kronblättern liegt in diesen Streifen ein weißes knorpeliges Gewebe, daneben kommen noch zahlreiche längliche Flecken vor, an denen die Kronblätter infolge Reduktion und Infiltration der Interzellularen eine glasig-durchsichtige Struktur annehmen (Abb. 18b). An den Laubblättern entsteht der Eindruck, als wären die Blätter in der Knospenlage gefaltet und lokal so verklebt gewesen, daß sie sich nicht mehr normal entfalten können (Turgorverlust?). In seltenen Fällen kann sich die Zusammenfaltung der Blattlamina so stark steigern, daß das Blatt schmal und dornförmig wird und die Lamina neben der Rippe einen starren, dunkelgrünen, gekrüppelartig gefalteten Wulst bildet (Abb. 17). Solche extremen *rhytidiophyllum*-Pflanzenteile gehen als Stecklinge regelmäßig zu grunde. Neben diesen Falten kommen auf den Blättern noch wenig auffällige, dunkelgrüne Streifen vor, die wohl den weißen Streifen der Kronblätter

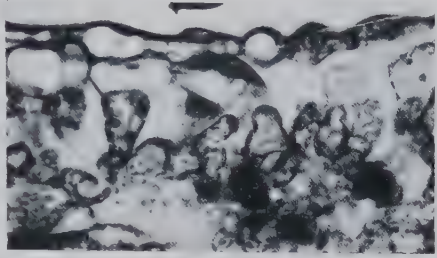


Abb. 16. Querschnitt durch die Blattoberseite eines *poligramma*-Blattes. Im rechten Bildausschnitt ragen in typischer Weise die Palisadenzellen in subepidermale Interzellularräume. Links Übergang zu einem *irregulare*-Fleck.



Abb. 17. Entmischung einer *irregulare*-Pflanze der Kreuzung (*hirsutum* Essen  $\times$  *parviflorum* Tübingen) *irregulare*  $\varnothing$   $\times$  *hirsutum* München  $\delta$ . Pflanze an der Basis schwach *irregulare*, im oberen Teile neben einigen *irregulare*-Trieben mehrere normalisierte Triebe (*adaequatum* oder schwach *rhytidiophyllum*). Die Hauptachse wird extrem *rhytidiophyllum* und trägt starre Blätter mit gefalteter Lamina.

entsprechen, in denen das Gewebe wie eingefallen aussieht (Abb. 18a, linkes Blatt). Schließlich kommen auf den *rhytidophyllum*-Blättern noch ganz vereinzelt silbrig-weiße Flecken vor, die durch Lücken unter der Epidermis entstehen. Sie erinnern in der Farbe etwas an *poliogramma*, haben jedoch eine unregelmäßig flächige, nie fädliche Form (*scedoleucum*-Flecken) (Abb. 7).

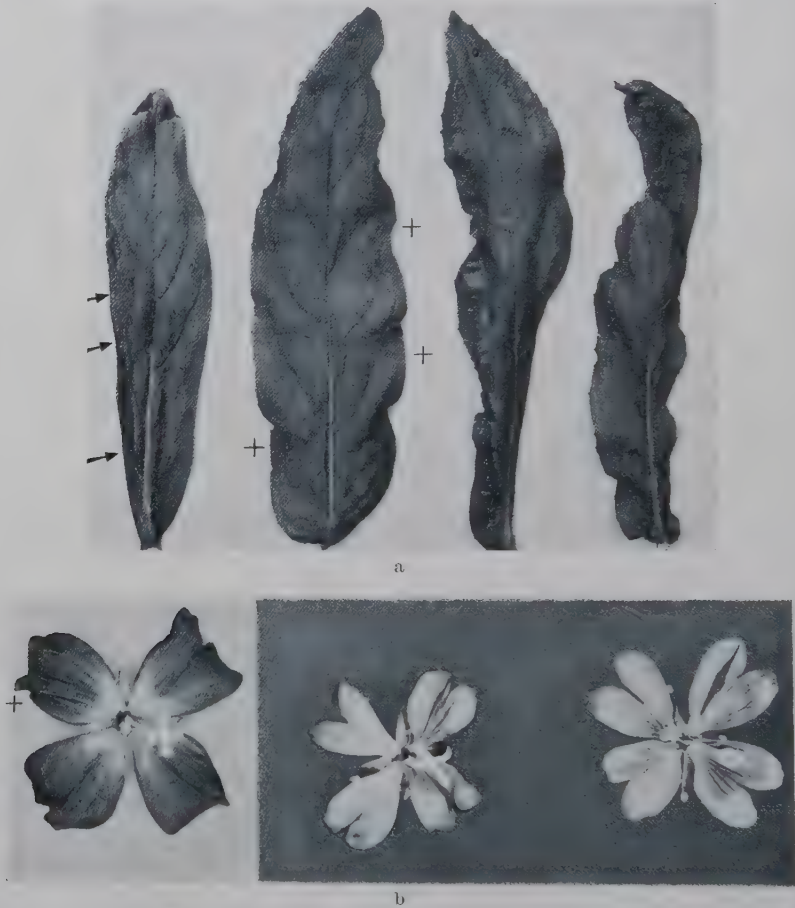


Abb. 18a u. b. a Schwach gestörte *rhytidophyllum*-Blätter. Bei → dunkler grüne Eindrücke, bei + einige Falten in der Nähe der Mittelrippe, rechts stärker gefaltete Blätter; b *rhytidophyllum*-Blüten. Links bei + weißer Streifen mit zusammengefallenem Gewebe, rechts Blüten mit glasig durchsichtigen, infiltrierten Gewebstreifen.

Alle diese Abweichungen sind aber meist so selten, daß die *rhytidophyllum*-Pflanzen dem *adaequatum* ganz außerordentlich angenähert sind und nach ihrem Aussehen nicht immer von diesem unterschieden werden können.

Die Häufigkeit des Auftretens der verschiedenen Abänderungen aus *irregulare* ist aus Tabelle 13 zu entnehmen.

16. Schließlich können aus *irregulare*, ebenso aus den sekundären Abänderungen des *irregulare*-Komplexes, wie schon erwähnt aber auch aus weiteren Abänderungen und natürlich auch aus dem primären *hirsutum-parviflorum*-Bastard Triebe entstehen (die genauen Zahlen ergeben sich aus den Tabellen 3,



Tabelle 13.

*irregulare* entstand 1941 an 3 Pflanzen von 13 *hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum* Tübingen-Bastard je 1mal (vgl. auch Tabelle 3, 4 und 7). 1948 entstand *irregulare* an 1078 Pflanzen 78mal.

<i>irregulare</i> - Klon-Nr.	In den Jahren	wurden kultiviert: Töpfe mit Pflanzen		An diesen Pflanzen entstanden unabhängig voneinander			
				<i>adae- quatum</i>	<i>rhytidio- phyllum</i>	<i>polio- gramma</i>	<i>diversivi- rescens</i>
E <sub>2</sub>	1941	8	8	—	—	—	—
	1942	48	?	2	14	—	—
	1943	97	?	15	19	7	2
	1944	93	351	40	9	1	2
	1945	—	120	—	1	1	1
	1946	—	9	1	3	1	—
E <sub>7</sub>	1941	1	1	—	—	—	—
	1942	2	?	—	—	—	—
	1943	5	?	—	—	2	1
	1944	7	28	1	—	7	6
	1945	—	8	1	1	4	3
E <sub>6</sub>	1941	1	6	1	—	—	—
	1942	1	?	—	—	—	—
	1943	1	5	3	—	—	—
	1944	1	11	6	—	—	—
	1945	—	2	—	—	—	—

4, 7, 11—13. 1948 entstand *adaequatum* an 1078 Pflanzen 147mal), die alle vegetativen Entwicklungsstörungen verloren haben und sich von dem reziproken Bastard mit *parviflorum*-Plasma nur durch eine weitgehende Pollensterilität unterscheiden. Diese dem reziproken Bastard angenäherte Abänderung wurde als *adaequatum* bezeichnet (MICHAELIS und ROSS 1943, S. 41). Die einzelnen *adaequatum*-Abänderungen, ebenso die aus *stenophyllum*-entstandenen *transformatum*-

Tabelle 14.

Vergleich von *transformatum*-Stecklingen, die aus dem bei MICHAELIS und ROSS (1943, S. 44, Abb. 13a) abgebildeten Abänderungstrieb entstanden sind. Aus dem rechten, größeren, *stenophyllum*-ähnlichen Trieb, der an der Spitze schließlich in *transformatum* überging, wurden im Herbst 1942 9 Stecklinge gewonnen: I war der oberste, IX der unterste Steckling. Aus dem ähnlichen, kurzen, mittleren Trieb wurden aus der Spitze Steckling X, aus der Basis XI erhalten. Sämtliche Stecklinge trieben 1943 mit *transformatum*-Sprossen aus, doch waren die *transformatum* aus den basalen, *stenophyllum*-ähnlichen Stecklingen schmalblättriger als die Spitzenstecklinge. Im folgenden seien die Messungen 1944 an den vermehrten Klonen wiedergegeben:

		Abänderungstrieb A		Abänderungstrieb B	
		Steckling	$\frac{\text{Blattlänge}}{\text{Blattbreite}}$	Steckling	$\frac{\text{Blattlänge}}{\text{Blattbreite}}$
Spitzenstecklinge	I		$3,4 \pm 0,07$	X	$3,7 \pm 0,07$
	II		$3,4 \pm 0,08$		
	III		$3,7 \pm 0,07$		
Basale Stecklinge	VI		$4,2 \pm 0,06$	XI	$4,1 \pm 0,07$
	VII		$4,3 \pm 0,10$		
	VIII		$4,4 \pm 0,17$		
	IX		$4,3 \pm 0,07$		

<sup>1</sup> Messungen Frühjahr 1945 an den Rosetten.

Klone (vgl. S. 53), können sich untereinander geringfügig unterscheiden, nicht nur die aus verschiedenen Abänderungen hervorgegangenen *adaequata*, sondern auch die aus einem *irregulare*-Klon entstandenen Klone. Diese Unterschiede z. B. in Wuchsintensität, Blattfarbe und Anthocyanbildung sind allerdings sehr klein und nur beim Vergleich von Messungen zahlreicher Stecklingspflanzen zu erkennen. Ein solches Beispiel ist in Tabelle 14 wiedergegeben.

Für die *adaequatum*-Abänderungen des *hirsutum*-Jena-  $\times$  *parviflorum*-Rentweinsdorf-Bastardes muß hinzugefügt werden, daß ein Teil von ihnen gegenüber der reziproken Kreuzung eine deutliche Heterosis zeigt. Sie sind zum mindesten im Rosettenstadium kräftiger und bilden mehr Anthocyan.

Im übrigen sei auf die Angaben bei MICHAELIS und ROSS (1943, S. 41) und auf Tabelle 15 verwiesen.

17. Endlich wäre noch eine Abänderung der Blütenform zu erwähnen. Beim *hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastard besitzen die stärker gestörten Glieder der *stenophyllum*- und der *vernicosum*-Reihe schmale, zungenförmige Kronblätter, die in dem Maße breiter werden, als die Entwicklungsstörungen verschwinden und *transformatum* bzw. *adaequatum* erreicht wird. Bei den *cicatricosum*-Pflanzen (vgl. S. 56) und beim *hirsutum*-Jena-  $\times$  *parviflorum*-Rentweinsdorf-Bastard tritt diese Blütenverkleinerung und Kronblattverschmälerung (Abb. 19) unabhängig vom Störungsgrad bei verschiedenen Abänderungstypen auf (je 5mal bei *cicatricosum* und beim *hirsutum*-Jena-  $\times$  *parviflorum*-Rentweinsdorf-Bastard, 3mal bei



Abb. 19. Verschiedene Blütentypen von *adaequatum*-Pflanzen des *hirsutum*-Jena-  $\times$  *parviflorum*-Rentweinsdorf-Bastardes. Von oben nach unten: normale Blüten, verkleinerte Blüten, Blüten mit verschmälerten Kronblättern.

*melioratum*, 4mal bei *rhytidiophyllum*, 2mal bei *diversivirescens* und 3mal bei *adaequatum*). In einem Falle (*adaequatum*) hatte nur ein Sektor der sonst einheitlichen Pflanze die verschmälerten Kronblätter.

Tabelle 15.

In den Jahren	wurden kultiviert von			
	<i>hirsutum</i> Essen ♀ $\times$ <i>parviflorum</i> Tübingen ♂ <i>adaequatum</i>			<i>parviflorum</i> Tübingen ♀ $\times$ <i>hirsutum</i> Essen ♂
	E <sub>1</sub>	E <sub>2</sub>	E <sub>3</sub>	
1941	3	4	1	13
1942	26	19	1	51
1943	15	16	1	30
1944	15	8	1	30
1945	33	9	—	54
Pollenfertilität 1944	7,81 $\pm$ 0,72 %	5,78 $\pm$ 0,44 %	—	69,45 $\pm$ 1,31 %

## II. Über die Ursachen der Abänderungen.

Nachdem hier die wichtigsten Abänderungen der *hirsutum*- × *parviflorum*-Bastarde und ihr zum Teil sehr merkwürdiges Verhalten kurz beschrieben wurden, ist nun ihre Deutung zu besprechen, bzw. es sind die zu diesem Zwecke durchgeführten Versuche zusammenfassend zu schildern.

### a) Sind die Abänderungen Modifikationen?

Da zahlreiche Abänderungen auf völlig gleitende Weise entstanden und bei *Epilobium* morphologisch ganz ähnliche modifikative Normalisierungen bekannt geworden sind, wurden zuerst Modifikationsversuche unternommen. Die Abänderungen wurden in zahlreiche Stecklinge zerlegt und diese den verschiedensten Kulturbedingungen unterworfen. Da die modifikativen Normalisierungen vielfach durch eine Anreicherung von Kohlenhydraten an den Orten der Speicherung (Ausläufer, Winterknospen) entstehen, so führt hier meist schon eine Ablösung von der Mutterpflanze und die Zerlegung in kleine Stecklinge zu einem Verbrauch der Kohlenhydratreserven und damit zur Wiederherstellung der ursprünglichen Entwicklungsstörungen. *Zahlreiche der verschiedensten Versuche, auf diese und andere Weise die hier beschriebenen Abänderungen wieder rückgängig zu machen, blieben ohne jeden Erfolg* (vgl. auch MICHAELIS 1948 b).

### b) Prüfungen auf Virus.

Nachdem von Ross (1941, S. 522) bei *Epilobium hirsutum* ein Virus gefunden wurde, das charakteristische Verschmälerungen der Rosettenblätter bedingt, und nachdem bei *hirsutum*-Sippenkreuzungen Abänderungen entstehen, die denen der *hirsutum*- × *parviflorum*-Bastarde gleichen, aber im Gegensatz zu diesen nicht vererbt werden (MICHAELIS 1948 d), wurden die Abänderungen beider Kreuzungen daraufhin untersucht, ob an ihrer Entstehung ein Virus beteiligt sein kann. Es wurden einmal die verschiedensten Abänderungen reziprok auf normal (auf *parviflorum* ♀ × *hirsutum* ♂, auf *hirsutum* ♀ × *parviflorum* ♂ *adaequatum* oder *transformatum*) gepfropft. Da sich das oben erwähnte Virus wie manche der Abänderungen im Rosettenstadium deutlicher als am Blühsproß manifestiert, wurden Stecklinge von Seitensprossen hergestellt, die an dem normalen Pfropfpartner möglichst nahe der Pfropfstelle entstanden, und diese Stecklinge überwintert. Weiterhin wurden in der bei Virusuntersuchungen üblichen Weise Abreibungen mit Preßsaft aus Blattmaterial der Abänderungen auf jungen Blättern normaler Pflanzen und auf Tabakblättern gemacht. Die *Epilobium*-Sproßspitzen der Abreibungen wurden ebenfalls überwintert. Die Zahl der durchgeführten Versuche ist aus Tabelle 16 zu entnehmen.

*Alle Versuche verliefen negativ, während gleichartige Versuche mit dem bekannten Virus leicht zu einem positiven Erfolg führen.*

Nur bei einigen im Winter 1944/45 aufgetretenen Abänderungen neuer Art besteht der Verdacht auf Viruserkrankungen, doch war eine Prüfung infolge der Kriegsverhältnisse nicht mehr möglich.



Tabelle 16. Tabelle der Pfropfungen und Abreibungen der *hirsutum-parviflorum*-Abänderungen. (Versuch 1944/45.)

	Kombination		Anzahl der Pfropfungen Juli 1944		Anzahl der überwinternten Stecklinge der normalen Reiser bzw. Unterlagen	Anzahl der Abreibungen August 1944	
	Reis	Unterlage	angegebene Kombination	reziproke Kombination		auf normal	auf Tabak
<i>hirsutum</i> Essen × <i>parviflorum</i> Tübingen	<i>adaequatum</i>	<i>typicum</i>	4	4	1		
	<i>irregulare</i>		13	13	8	11	4
	<i>vernicosum</i>		5	5	1	8	4
	<i>stenophyllum</i>		5	5		10	4
	<i>pallidovariabile</i>		12	12	8	8	4
	<i>irregulare</i>	<i>adaequatum</i>	13	13	9		
	<i>vernicosum</i>		6	6			
	<i>stenophyllum</i>		4	4		8	
	<i>pallidovariabile</i>		17	19	4	3	
	<i>pallidovariabile</i>		<i>stenophyllum</i>	10	10		
<i>hirsutum</i> Jena × <i>parviflorum</i> Rentweinsdorf	<i>irregulare</i>	<i>vernicosoides</i>	2	2			
	<i>adaequatum</i>	<i>typicum</i>	7	7			
	<i>irregulare</i>		11	11	3	1	
	<i>irregulare</i>	<i>adaequatum</i>	16	16	7	14	4
	<i>stenophyllum</i>		4	4		9	4
			129	131		72	24
				260			96

## c) Erbversuche.

Gleichzeitig mit diesen Versuchen wurde auch der Erbgang der einzelnen Abänderungen geprüft. Diese Versuche waren in den ersten Jahren mit erheblichen Schwierigkeiten verknüpft. Der vergleichsweise zu kreuzende, stark gestörte *hirsutum*- × *parviflorum*-Bastard kommt normalerweise nicht zur Blüte, ebenso manche interessierende Abänderungen. Erst die Modifikationsversuche am *hirsutum*-Essen- × *parviflorum*-Tübingen-Bastard (Tabelle 2) ergaben 1944 und 1947 einige Blüten, die zu Kreuzungsversuchen verwendet werden konnten. Weiterhin waren in den ersten Jahren alle aufgefundenen Abänderungen pollensteril, so daß Selbstungen und die wesentlichen reziproken Kreuzungen nicht durchgeführt werden konnten. Die der Selbstung genisch entsprechende Kreuzung (*hirsutum* ♀ × *parviflorum* ♂) Abänderung × (*parviflorum* ♀ × *hirsutum* ♂) ist ebenfalls nur wenig brauchbar, da einmal wegen Gonen- und Zygotenausfall Ansatz und Keimung sehr schlecht sind und da unter der Nachkommenschaft eines Artbastardes natürlich eine sehr wenig übersichtliche, komplizierte Aufspaltung erfolgt. So war von den durchführbaren Kreuzungen eine parallele Einkreuzung verschiedener bekannter *Epilobium*-Arten und -Sippen in die einzelnen Abänderungen am günstigsten. Hierbei treten die Aufspaltungen so weit zurück, daß sie die Versuche nicht stören. Eine auffälligere Aufspaltung erfolgt in der Blütenfarbe bei den Bastarden mit *Epilobium luteum*. 1943 blühten von 1386 Pflanzen 607 hellrot ähnlich dem *parviflorum*- × *luteum*-Bastard und 779 dunkler rot. 1944 blühten von 1868 Pflanzen 754 hellrot, 1114 dunkelrot. Auch bei der Einkreuzung mit dem weißblühenden *hirsutum* Kew *albiflorum* wurden 1944 von 392 Pflanzen 194 hellrot und 198 dunklerrot blühende Pflanzen gezählt. In bezug auf die Manifestation plasmatischer Unterschiede war die

Tabelle 17. *Tabelle der Epilobium-luteum-Kreuzungen.*

Abänderungen	verwendeten Stecklinge	Zahl der		Keimprozent	Zahl der untersuchten Pflanzen	Völlig normal %	Fertil %	irreguläre + rhytidio- phyllum %	diversinres- cens %	Störungen des hirsutum- Essen- Plasmas %	Nicht blühend %	pallidvaria- nte %
		Bestäu- bungen <sup>1</sup>	Samen je Frucht									
Versuche 1943.												
<i>parviflorum</i> × <i>hirsu- tum</i> = <i>typicum</i> . . .	32	211	50,0	74,4	1692	96,6	96,0	0	0	0	0	0
<i>adaequatum</i> . . . . .	34	381	43,3	67,0	1383	98,8	90,8	0	0	0	0	0
<i>irregulare</i> . . . . .	40	394	27,5	66,4	1508	39,4	61,5	60,6	0	0	0	0
<i>podiphyllum</i> . . . . .	3	31	0,7	33,3	7	0	0	0	0	100,0	90,4	0
<i>vernicosum</i> . . . . .	13	86	0,7	41,0	25	0	0	0	20,0	100,0	89,2	4,0
<i>stenophyllum</i> . . . . .	5	29	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Versuche 1944.												
<i>irregulare</i> . . . . .	11	129	—	46,9	3777	15,6	—	84,2	0	0	0	0
<i>rhytidiphyllum</i> . . . . .	6	86	—	50,5	3610	46,8	—	56,2	0	0	0	0
<i>melioratum</i> × <i>hirsu- tum</i> ) . . . . .	1	5	13,7	68,2	30	0	0	0	0	100,0	9,5	0

<sup>1</sup> Ich danke meiner langjährigen technischen Assistentin Fr. L. ROTHE für ihre gewissenhafte Mithilfe bei der Durchführung der zahlreichen Kreuzungen.

Wirkung einer Einkreuzung verschiedener *Epilobium*-Arten und -Sippen aus zahlreichen Versuchen gut bekannt (MICHAELIS 1940—1948, I—VIII). Es wurden bisher folgende Kreuzungen ausgeführt:

1. Kreuzungen mit *Epilobium luteum* (vgl. Tabelle 17). Die *luteum*-Bastarde aller Pflanzen mit Jena-Plasma sind stark entwicklungsgestört. Sie sind je nach dem verwendeten Genotyp mehr oder minder verzwert, die Blätter sind verkleinert und stark meliert. Meist werden keine Blüten gebildet, oder an ihnen sind Krone und Antheren fast völlig verkümmert. Der *hirsutum*-Essen- × *luteum*-Bastard zeigt prinzipiell dieselben Störungen, nur in viel schwächerem Grade. Der Wuchs ist so gut wie normal, die Blätter etwas verkleinert aber deutlich meliert, die Blüten haben verkürzte Kronblätter. Antheren sind ausgebildet, aber steril.

Die *luteum*-Bastarde des *parviflorum*-Tübingen♀ × *hirsutum*-Essen♂-Bastardes sind relativ einheitlich. Im *parviflorum*-Plasma treten keinerlei Entwicklungsstörungen auf: Wuchs und Blattform sind normal, die Melierung fehlt, die Blüten sind groß und fertil. Von diesem Bastard unterscheidet sich der *adaequatum* × *luteum*-Bastard trotz des Besitzes von *hirsutum*-Essen-Plasma nur dadurch, daß seine Blüten etwas größer sind ( $13,51 \pm 0,23$  mm statt  $11,55 \pm 0,27$  mm). Anstatt der erwarteten Reduktion ist also eine Vergrößerung festzustellen. Man könnte hier ebenfalls von einer geringen Heterosis sprechen. Irgendwelche Entwicklungsstörungen fehlen völlig.

Die *luteum*-Bastarde von *irregulare* zeigen an den Keimlingsrosetten die kennzeichnenden *irregulare*-Störungen an den meisten Pflanzen. Die Störungen verschwinden allerdings weitgehend mit dem Auswachsen der Rosetten, nur einzelne *rhytidiphyllum*-Falten oder -Mackel bleiben sichtbar. Erst an den Knospen und Kronblättern werden die *irregulare*-Störungen wieder auffälliger.

Im übrigen gleichen die Pflanzen weitgehend denen von *adaequatum*. Eine Melierung fehlt. Die Blüten sind relativ groß ( $14,0 \pm 0,09$  mm) und fertil, soweit nicht die Antheren infolge der *irregulare*-Störung verkümmern. Auffallenderweise haben nun die *luteum*-Bastarde von *rhytidophyllum*, das im Grade der Normalisierung *adaequatum* näher steht als *irregulare*, deutlich verkleinerte Blüten ( $11,1 \pm 0,11$  mm), gleichen aber im übrigen dem *irregulare*  $\times$  *luteum*-Bastard.

Die *luteum*-Bastarde von *vernicosum* und *spodiophyllum* unterscheiden sich prinzipiell von den bisher genannten Bastarden durch die typischen Entwicklungsstörungen, wie sie vom *hirsutum*-Jena- bzw. Essen-Plasma bekannt sind,



Abb. 20. Links 2 Pflanzen aus der Kreuzung *vernicosum*  $\times$  *Epilobium luteum*. Links die am schwächsten gestörte Pflanze, in der Mitte eine Pflanze durchschnittlichen Störungsgrades. Rechts Pflanze der Kreuzung *adaequatum*  $\times$  *Epilobium luteum*.

also durch Verzweigung (Abb. 20), Blütenreduktion und Melierung. Im Gegensatz zu den *luteum*-Bastarden von *typicum*, *adaequatum*, *irregulare* und *rhytidophyllum* ist an diesen gestörten Pflanzen eine starke Aufspaltung festzustellen. Es treten ganz verschiedene Hemmungsgrade auf. Es stimmt das mit der Erfahrung überein, daß sich z. B. im störenden Jena-Plasma mehr Gene manifestieren als in nichtstörenden Plasmen. Die *luteum*-Bastarde von *vernicosum* und *spodiophyllum* unterscheiden sich durch den stärkeren Hemmungsgrad der *vernicosum*-Bastarde und dadurch, daß unter den *vernicosum*-Bastarden ein bestimmter Prozentsatz von *pallidoviride*- und *diversivirescens*-Rosetten vorkommt, die unter den *spodiophyllum*-Bastarden fehlen.

Damit unterscheiden sich die *luteum*-Bastarde der verschiedenen untersuchten Abänderungen des *hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastardes alle in sehr kennzeichnender Weise, obwohl die als Mutter verwendeten Abänderungen zum Teil Abänderungen eines einzigen Bastardindividuums sind.

2. Kreuzungen mit verschiedenen *hirsutum*-Sippen. Zur Einkreuzung wurden die *hirsutum*-Sippen Jena, München, Kew *albiflorum* und Coimbra, gelegentlich auch Stuttgart und Xanthi verwendet, also Sippen, deren Verhalten nach Einkreuzung vor allem in das *hirsutum*-Jena-Plasma aus vielen Versuchen genau bekannt ist. (MICHAELIS 1940—1948, I—VIII, über ähnliche Versuche beim



*hirsutum*-Essen-Plasma vergl. Tabelle 1.) Alle Einkreuzungen bestätigen mit großer Eindringlichkeit das schon an den *luteum*-Kreuzungen gewonnene Ergebnis. Die verschiedenen Abänderungen vererben ihre Eigenschaften auf die Nachkommen, und es lassen sich daher die meisten Abänderungen auch an ihren Nachkommen unterscheiden.

Ein zweites, methodisch wichtiges Ergebnis ist, daß die in einer Abänderung vereinigten Eigenschaften in der Nachkommenschaft getrennt auftreten und daß es auf solche Weise gelingt, diese in verschiedener Weise zu kombinieren. Es lassen sich z. B. die vegetativen Störungen der *irregulare*-Abänderung von der Pollensterilität abtrennen und mit Pollenfertilität kombinieren. Ebenso lassen sich die Eigenschaften unter den Nachkommen trennen, die schon auf vegetativem Wege aus einer Abänderung entstanden sind. Es kommen also unter den *irregulare*-Nachkommen reine *diversivirescens*- und *rhytidophyllum*-Pflanzen vor, unter der Nachkommenschaft von *vernicosum*: *irregulare*, *diversivirescens*, *rhytidophyllum* und Pflanzen, die nur die Störungen des *hirsutum*-Essen-Plasmas besitzen.

Eine solche Umkombination kann auf zweierlei Weise zustande kommen. Einmal kann es sich um Genaufspaltungen handeln. Das Vorkommen einer solchen Genaufspaltung sagt jedoch nichts über die Beteiligung des Plasmas an der Entstehung der Abänderungen aus. Auch bei den Plasmon-abhängigen Reziprokenunterschieden kommt eine Eigenschaft nur durch Wechselwirkungen von Plasmon und von „plasmaempfindlichen“ Genen zustande. Es ist also auch bei einer plasmatischen Vererbung selbstverständlich eine Aufspaltung dieser „plasmaempfindlichen“ Gene zu erwarten. Neben diesen Genspaltungen kommen aber offenbar auch andere Vorgänge vor, die eine Fortsetzung der Abänderungs- und Entmischungsvorgänge sind, die schon bei der Entstehung der Abänderungen beobachtet wurden. Gerade unter den Nachkommen der Abänderungen kommen ungewöhnlich häufig Chimären vor. Oft sind es mehr als die Hälfte (!) aller Pflanzen, bei denen an einem einzigen Individuum die verschiedensten, sonst auf mehrere Individuen verteilte Merkmale neben- und übereinander liegen. Der Abänderungsvorgang wird nun nicht nur vor und nach der Bildung der Geschlechtszellen stattfinden, sondern auch zur Entstehung verschiedenartiger Gonen führen und damit auch dort an der Mannigfaltigkeit der Nachkommen beteiligt sein, wo er nicht unmittelbar durch die Entstehung von Chimären sichtbar wird. Die Heterogenität der Nachkommen der Abänderungen kann also auf sehr verschiedenen Ursachen beruhen, von denen die wichtigsten die folgenden sind: Normale Genaufspaltungen, Aufspaltung „plasmaempfindlicher“ Gene, Fortsetzung des Abänderungs- und Entmischungsvorganges innerhalb des Plasmons. Eine Schilderung der zahlreichen, sehr interessanten Pflanzentypen, die auf solche verschiedene Weise entstehen, dürfte an dieser Stelle zu weit führen (vgl. auch MICHAELIS 1949 d).

Weiterhin ist von Interesse, daß sich die einzelnen, eingekreuzten *hirsutum*-Sippen ganz ähnlich wie bei der Einkreuzung in das *hirsutum*-Jena-Plasma verhalten. Bei der Einkreuzung des Genoms von *hirsutum* Jena und Xanthi verringern sich nicht nur die Entwicklungsstörungen des *hirsutum*-Jena-Plasmas, es verringert sich auch die Manifestation der Abänderungen unter den Nachkommen. Die Einkreuzung von *hirsutum* München, Kew *albiflorum* und Coimbra

dagegen verstärkt z. B. die *irregulare*- oder *vernicosum*-Störungen ebenso wie die Entwicklungsstörungen des Jena-Plasma. Es entstehen dadurch z. B. *irregulare*-Pflanzen, die weit stärker gestört sind (Abb. 13), als es die Mutterpflanzen je waren. Es ergibt sich daraus die Möglichkeit, nicht nur die Deutlichkeit der Abänderungen zu verstärken, sondern sie gleichzeitig auch mit Fertilität zu kombinieren.

Im einzelnen lassen sich folgende Unterschiede zwischen den Nachkommenschaften feststellen:

Die *adaequatum*-Abänderung des *hirsutum* Essen-  $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastardes unterscheidet sich von dem reziproken *parviflorum*  $\times$  *hirsutum*-Essen-Bastard vor allem in der Pollenfertilität. Dasselbe gilt auch für ihre Nachkommen. Sämtliche Kreuzungen auf beiden Bastarden zeigen keine vegetativen Entwicklungsstörungen. Unter den Nachkommen des *parviflorum*  $\times$  *hirsutum*-Bastardes (= *typicum*) findet sich nur ein unbedeutender Prozentsatz steriler Pflanzen, der bei den *adaequatum*-Nachkommen erheblich ansteigt. Bei der *adaequatum*  $\times$  *hirsutum*-Coimbra-Kreuzung stößt sogar rund die Hälfte aller Pflanzen die Knospen vor dem Öffnen ab (Tabelle 18). Es liegen also deutliche Fertilitätsunterschiede vor.

Bei den *transformatum*-Nachkommen sind die Fertilitätsunterschiede gegenüber der reziproken Kreuzung stärker ausgeglichen. In der *hirsutum*-Coimbra-Kreuzung z. B. fehlen Pflanzen völlig, die ihre Knospen abstoßen. Es wird auch ein höherer Prozentsatz fertiler Pflanzen erreicht. Allerdings ist die Zahl der sterilen Pflanzen immer noch deutlich größer als in der reziproken Kreuzung (vgl. Tabelle 18).

Die Nachkommen der *irregulare*-Kreuzungen entsprechen in ihrer Pollenfertilität ungefähr denen der *adaequatum*-Kreuzungen. Es treten jedoch hier noch vegetative Störungen auf (Tabelle 19). Rund  $\frac{4}{5}$ , in vielen Kreuzungen alle Pflanzen der *hirsutum*-München- und Coimbra-Kreuzungen, haben die charakteristischen *irregulare*, *diversivirescens*- und *rhytidophyllum*-Störungen, zum größten Teil in wesentlich stärkerer Ausprägung als die Mutterklone. Infolge dieser Störungen kommen viele Pflanzen nicht zur Blüte. Störungen des *hirsutum*-Essen- bzw. Jena-Plasmas fehlen aber.

Prüft man nun die Nachkommenschaft der aus *irregulare* entstandenen Abänderungen, so ergeben sich geringere Unterschiede. *Poliogramma* (geprüft 24 Kreuzungen mit 1478 Pflanzen) und *irregulare* ließen sich an ihren Nachkommen bisher nicht unterscheiden. Reine *poliogramma*-Stecklinge gaben eine überwiegende *irregulare*-Nachkommenschaft, in der *poliogramma*-Pflanzen ebenso selten waren (im Durchschnitt wurden 0,2%, in einer Kreuzung als höchstes 3,1% *poliogramma*-Pflanzen gefunden) wie unter den *irregulare*-Nachkommen. Ob geringe Unterschiede in Häufigkeit und Manifestation der *irregulare*-Störungen unter den verschiedenen Nachkommenschaften vorliegen, läßt sich nicht sicher entscheiden, da schon die Nachkommen der einzelnen *irregulare*-Stecklinge und Blüten größte Unterschiede zeigen können (vgl. Tabelle 6). Es scheinen allerdings die *poliogramma*-Triebe Nachkommenschaften mit besonders starken *irregulare*-Störungen zu geben.

Die Kreuzungen auf *diversivirescens* waren sehr widerspruchsvoll. Auf den weitgehend sterilen *diversivirescens* aus *hirsutum* Essen  $\times$  *parviflorum* Tübingen

Tabelle 18. Pollenfertilität.  
(Versuche 1943.)

		Zahl der verwendeten Stecklinge	Bestäubungen	Samen je Frucht	Keimprozent	Untersuchte Pflanzen	Fertil %	Steril %	Knospen abgestorben %	Blüht nicht %
<i>typicum</i> <i>parviflorum</i> × <i>hirsutum</i>	× Jena	7	25	51,7	76,7	386	98,8	1,2	0	0
	× München	14	75	57,3	74,1	600	80,8	19,2	0	0
	× Coimbra	14	124	68,4	84,4	1137	97,6	2,4	0	0
<i>adaequatum</i> <i>hirsutum</i> × <i>parviflorum</i>	× Jena	13	63	33,9	87,0	736	98,0	2,0	0	0
	× München	14	64	40,1	74,3	543	24,1	75,9	0	0
	× Coimbra	11	85	52,3	83,6	770	5,5	48,1	46,1	0
<i>irregulare</i>	× Jena	18	79	38,6	81,7	711	—	—	—	—
	× München	21	102	39,9	75,5	862	6,5	48,3	0	45,2
	× Coimbra	19	163	39,1	78,1	1234	9,2	40,0	35,9	14,9
<i>spodiophyllum</i>	× Jena	2	12	3,3	60,0	24	0	33,3	0	66,7
	× München	2	21	1,5	58,1	18	0	6,3	0	93,7
	× Coimbra	3	28	1,5	19,0	8	0	12,5	0	87,5
<i>vernicosum</i>	× Jena	8	33	34,6	52,5	599	0	22,0	0	78,0
	× München	11	51	20,7	39,8	419	0	3,2	0	96,8
	× Coimbra	13	95	13,7	38,0	400	0	0,8	0	99,2
<i>adaequatum</i> <i>transformatum</i>	× Coimbra <sup>1</sup>	13	—	—	—	830	6,3	52,1	41,6	0
	× Coimbra <sup>1</sup>	9	—	—	—	550	34,8	65,2	0	0

<sup>1</sup> Versuche 1944 und 1946.

gelangen trotz vieler Bemühungen bisher keine Kreuzungen. Die Kreuzungen auf dem *diversivirescens* aus *hirsutum* Jena × *parviflorum* Rentweinsdorf gaben nur sehr wenige Pflanzen. In einem Falle lieferte die *hirsutum*-Coimbra-Kreuzung eine einheitliche, deutlich gelbgrüne Nachkommenschaft ( $n = \text{nur } 12$ ), in 2 Fällen waren die Pflanzen nur wenig von dem normalen Grün z. B. der *adaequatum*-Nachkommen verschieden ( $n = 23 + 6$ ), in einem weiteren Falle konnten überhaupt keine Farbunterschiede gegenüber normal beobachtet werden ( $n = 13$ ). Ebenso zeigten alle Jena- und München-Kreuzungen ( $n = 52$ ) keine Farbunterschiede. Entwicklungsstörungen fehlten. Kreuzungen (25) auf einer *diversivirescens*-Periklinalchimäre mit schmalem, knorpeligem, gelb-grünem Rand ergaben Nachkommenschaften ( $n = 716$ ), die sich in keiner Weise von den Nachkommen der *irregulare*-Abänderung unterschieden. Entweder liegt hier ein besonderer Abänderungstyp vor, oder der *diversivirescens*-Mantel umhüllt einen *irregulare*-Kern.

Die Nachkommen der *rhytidiophyllum*- und *irregulare*-Klone unterschieden sich nur in quantitativem Maße (vgl. Tabelle 6). Unter den *rhytidiophyllum*-Nachkommen treten wesentlich weniger *irregulare*-Pflanzen (1—10%) auf als unter den *irregulare*-Nachkommen (70—90%). Auch der Ausprägungsgrad der *irregulare*-Störungen ist bei der  $F_1$  von *rhytidiophyllum* meist schwächer. *Rhytidiophyllum*-Pflanzen kommen unter den Nachkommen beider Abänderungen in ungefähr gleicher Häufigkeit vor.

Für die *vernicosum*-, *spodiophyllum*- und *aemulum*-Nachkommen sind wieder die sehr kennzeichnenden Stauchungen charakteristisch, wie sie schon vom



*hirsutum*-Jena-Plasma her bekannt sind. Daß die  $F_1$  bei einem Artbastard ein noch bunteres und mannigfaltigeres Bild gibt als bei Sippenkreuzungen, ist kein Wunder. *Spodiophyllum*- und *vernicosum*-Nachkommen unterscheiden sich — soweit die schlechten Ansatzverhältnisse einen Schluß zulassen — nicht nur durch den etwas stärkeren Störungsgrad der *vernicosum*-Nachkommen, sondern vor allem dadurch, daß den *spodiophyllum*-Nachkommen die Störungen des *irregulare*-Komplexes fehlen. Unter den *vernicosum*-Nachkommen findet sich ein gewisser Prozentsatz eindeutiger *irregulare*-, *diversivirescens*- und *polio-gramma*-Pflanzen (vgl. Tabelle 19). Es manifestieren sich diese Eigenschaften deutlich allerdings nur in dem an sich relativ schwach gestörten Rosettenstadium und auch hier nur an Pflanzen, die die Störungen des *hirsutum*-Essen-Plasmas in geringerem Grade besitzen. An stark gestörten und gestauchten Pflanzen geben sie sich meist nicht mehr zu erkennen. Weiterhin kommen unter den *vernicosum*-Nachkommen, nicht aber unter den *spodiophyllum*-Nachkommen *pallidovariabile*-Pflanzen vor. Es wird an anderer Stelle zu schildern sein, daß

Tabelle 19. Vegetative Störungen. Auszählungen an Rosetten (April).

		Zahl der unter- suchten Pflanzen	Stö- run- gen des <i>hir- sutum</i> - Essen- Plasmas <sup>1</sup> %	<i>irre- gulare</i> , <i>rhytidio- phyllum</i>	<i>diversi- virescens</i>	<i>polio- gramma</i>	<i>pallido- varia- bile</i>	Stö- run- gen des <i>hir- sutum</i> - Essen- Plasmas <sup>2</sup> %
					%	%	%	%
(Versuche 1943.)								
<i>irregulare</i>	× Jena	711	0	40,9 <sup>1</sup>	1,9	0	0	0,4
	× München	862	0	84,7 <sup>1</sup>	1,0	0	0	0
	× Coimbra	1234	0	79,3 <sup>1</sup>	0,9	0	0	0,1
<i>spodiophyllum</i>	× Jena	24	70,8	0	0	0	0	55,0
	× München	18	88,9	0	0	0	0	66,7
	× Coimbra	8	87,5	0	0	0	0	100,0
<i>vernicosum</i>	× Jena	599	84,0	1,3	18,5	1,6	16,0	47,0
	× München	419	98,8	1,6	36,5	0,7	8,8	69,2
	× Coimbra	400	98,9	1,1	26,0	0,6	16,3	66,0
(Versuche 1944.)								
<i>aemulum</i>	× München	50	96,0	0	2,0	0	0	88,0
	× Coimbra	53	100,0	0	1,9	0	3,8	84,9
(Versuche 1946.)								
<i>spodiophyllum</i>	× München	5	100,0	0	0	0	0	—
<i>aemulum</i>	× München	21	95,2	0	0	0	0	—
(Versuche 1947.)								
<i>typicum</i>	× München	36	0	0	0	0	0	—
<i>transformatum</i>	× München	95	0	0	0	0	0	—
<i>adaequatum</i>	× München	152	0	0	0	0	0	—
	× Coimbra	107	0	0	0	0	0	—
<i>rhytidiphyllum</i>	× München	85	0	70,6	—	0	0	—
	× Coimbra	26	0	15,4	—	0	0	—
<i>irregulare</i>	× München	8	0	100,0	—	0	0	—
	× Coimbra	24	0	62,5	—	0	0	—
<i>vernicosum</i>	× München	45	46,7	8,9	—	2,2	11,1	—

<sup>1</sup> Bewertung zur Blütezeit. — <sup>2</sup> Bewertung an den Rosetten.

die *pallidovariabile*-Pflanzen auf einem labilen Gen beruhen, das die untersuchte *vernicosum*-Pflanze enthält (MICHAELIS 1949e). Die Nachkommenschaft von *aemulum* scheint intermediär zwischen *vernicosum* und *spodiophyllum* zu stehen.

Bei den Kreuzungen des Jahres 1942 auf *stenophyllum* setzte von 114 Kreuzungen nur eine einzige an. Es dürfte sich gerade bei dieser Blüte um eine Abänderung von *stenophyllum* in der Richtung auf *transformatum* gehandelt haben. Alle 13 aufgezogenen Pflanzen waren völlig normal. Die  $F_1$  (+ Coimbra) eines *melioratum* der *hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum* Tübingen-Kreuzung (1946,  $n = 50$ ), sowie eines *melioratum* der *hirsutum*-Jena-  $\times$  *parviflorum*-Rentweinsdorf-Kreuzung (1947,  $n = 16$ ) ergab ebenfalls keine Wuchsstörung mehr.

Schließlich muß noch erwähnt werden, daß es 1944 und 1947 gelang, an einigen modifikativ normalisierten Pflanzen des typischen *hirsutum*-Essen  $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastardes einige analoge Einkreuzungen durchzuführen und zum Vergleich aufzuziehen. Es ist bemerkenswert, daß unter den zahlreichen Nachkommen keinerlei Pflanzen auftraten, die den Abänderungstypen entsprachen. Es wurden nur die üblichen Stauchungen und Entwicklungsstörungen des *hirsutum*-Jena- bzw. -Essen-Plasmas beobachtet (vgl. Tabelle 20).

Diese im wesentlichen an den Abänderungen des *hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastardes erhaltenen Ergebnisse werden durch Kreuzungen auf den Abänderungen des *hirsutum*-Jena-  $\times$  *parviflorum*-Rentweinsdorf-Bastardes bestätigt. Es handelt sich meist um Kreuzungen auf *irregulare* bzw. verwandten Abänderungen. An den Nachkommen fehlen jegliche Störungen des *hirsutum*-Jena-Plasmas, wie sie nach den bisherigen Erfahrungen ohne eine Normalisierung zu erwarten gewesen wären. Unter den Nachkommen der *irregulare*-Stecklinge treten wieder die bekannten Abänderungstypen des *irregulare*-Komplexes auf, wenn auch in etwas anderer Häufigkeit und Manifestation als

Tabelle 20. Kreuzungen auf dem primären *Epilobium hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Bastard an modifikativ enthemmten Pflanzen.  
(Versuche 1948.)

Kreuzung mit Pollen von:	Zahl der unter- suchten <i>hir- sutum</i> -♀ $\times$ <i>parvi- florum</i> -♂ Bastard- Pflanzen	Zahl der Kreu- zungen	<i>n</i>	Pflanzen normal	Pflanzen mit Stö- rungen des <i>hir- sutum</i> - Essen- Plasmas	<i>albo- maculata</i>	<i>pallido- variabile</i> - Pflanzen	Pflanzen mit Plasmon- Abände- rungen
<i>hirsutum</i> München	2	2	9	5	4	0	0	0
<i>hirsutum</i> Coimbra	35	57	348	132	215	1	0	0
<i>hirsutum</i> Attika	2	3	33	31	2	0	0	0
<i>irregulare</i>	13	17	138	89	48	1	0	0
<i>rhytidophyllum</i>	7	11	57	49	8	0	0	0
<i>transformatum</i>	4	4	20	18	2	0	0	0
<i>pallidovariabile</i>	9	12	115	108	2	0	5	0
Frei abgeblüht, nur Selbstung und <i>parviflorum</i> -Kreu- zung möglich	36	91	587	568	17	2	0	0
$\Sigma$	79 <sup>1</sup>	197	1307	1000	298	4	5	0

<sup>1</sup> Einzelne Pflanzen wurden in mehrfachen Kreuzungskombinationen untersucht.

Tabelle 21. Verhalten der (*hirsutum*-Jena  $\times$  *parviflorum*-Rentweinsdorf)-Über die Nachkommen

Abänderungen des <i>hirsutum</i> -Jena- $\times$ <i>parviflorum</i> -Rent- weinsdorf-Bastardes	Anzahl der Steck- linge	Vegetative Entwicklungs-							
		<i>hirsutum</i> -Coimbra-Kreuzungen				<i>hirsutum</i> -München-Kreuzungen			
		<i>n</i>	normal	<i>irre- gulare</i>	<i>polio- gramma, rhytidio- phyllum, diversi- virescens</i>	<i>n</i>	normal	<i>irre- gulare</i>	<i>polio- gramma, rhytidio- phyllum, diversi- virescens</i>
			%	%	%		%	%	%
Versuch 1944									
<i>adaequatum</i> . . . . .	1	46	100,0	0	0	30	100,0	0	0
$\pm$ <i>adaequatum</i> . . . . .	4	170	100,0	0	0	71	41,2	54,1	4,7
schwach- <i>irregulare</i> . . . . .	7	347	85,6	13,5	0,9	53	28,3	67,9	3,8
<i>irregulare</i> . . . . .	7	253	67,6	31,6	0,8	112	1,8	83,0	15,2
<i>poliogramma</i> . . . . .	6	381	72,7	24,1	3,2	318	61,3	22,0	16,7
Versuch 1947									
<i>adaequatum</i> . . . . .	—	—	—	—	—	16	100,0	0	0
<i>melioratum</i> . . . . .	—	—	—	—	—	16	100,0	0	0
<i>irregulare</i> . . . . .	—	—	—	—	—	17	0	100,0	0
<i>poliogramma</i> . . . . .	—	—	—	—	—	53	17,0	81,1	3,8

bei den Nachkommen der *hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum*-Tübingen-Abänderungen. Aber auch hier unterscheiden sich die Nachkommen der verschiedenen *irregulare*-Stecklinge oft erheblich in der Häufigkeit und der Stärke der *irregulare*-Störungen. Von den 5 untersuchten *adaequatum*-Stecklingen war nur einer völlig *adaequatum*, bei den übrigen 4 fehlen zwar in der *hirsutum*-Jena- und Coimbra-Kreuzung *irregulare*-Störungen, in der *hirsutum*-München-Kreuzung, in der sich die *irregulare*-Störungen besonders deutlich manifestieren, kommen aber noch einzelne, meist sehr schwache *irregulare*-Pflanzen vor. Die 4 Stecklinge hatten also die Entwicklungsstörungen zwar weitgehend, aber nicht völlig verloren. Es scheint ganz allgemein ein kennzeichnender Unterschied zwischen den *hirsutum*-Essen-  $\times$  *parviflorum*-Tübingen- und den *hirsutum*-Jena-  $\times$  *parviflorum*-Rentweinsdorf-Abänderungen zu sein, daß bei ersteren der Abänderungsvorgang rascher vor sich geht und zu schärfer voneinander abgrenzbaren Abänderungstypen führt. In bezug auf die Pollenfertilität unterscheiden sich die einzelnen Abänderungen nur geringfügig. Einen Auszug aus den Auszählungen gibt Tabelle 21.

3. Blütenreziproke Kreuzungen mit *hirsutum*-Sippen. Alle diese verschiedenen Kreuzungen zeigen mit großer Eindringlichkeit, daß es sich bei den Abänderungen der reziprok verschiedenen Bastarde um Änderungen des Erbgutes handeln muß. Eine Entscheidung, ob Abänderungen des plasmatischen oder genischen Erbgutes vorliegen, war an ihnen natürlich nicht zu treffen. Die Tatsache, daß sich unter den Nachkommen der *hirsutum*-Einkreuzungen zum mindesten bei einigen Abänderungstypen Pollenfertilität und Entwicklungsabweichungen verbinden lassen, ermöglichte nun in einzelnen Fällen die Durchführung reziproker Kreuzungen. Nachdem in den oben geschilderten Versuchen die Einkreuzung bestimmter *hirsutum*-Sippen sich gegenüber der stark spaltenden Kreuzung: Abänderung  $\times$  (*parviflorum*  $\times$  *hirsutum*) überlegen erwies, wurden zuerst die reziproken Kreuzungen mit denselben *hirsutum*-Sippen durchgeführt.



Abänderungen nach Einkreuzung der *hirsutum*-Sippen Coimbra, München und Jena, von *diversivirescens* vgl. S. 71.

Störungen				Pollenfertilität <sup>1</sup>								
<i>hirsutum</i> -Jena-Kreuzungen				× <i>hirsutum</i> Coimbra			× <i>hirsutum</i> München			× <i>hirsutum</i> Jena		
<i>n</i>	normal	irregulare	polio- gramma, rhytidio- phyllum, diversi- virescens	± fertil	steril	Knos- pen abge- stoßen	± fertil	steril	Knos- pen abge- stoßen	± fertil	steril	Knos- pen abge- stoßen
	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%

(Auszahlungen im August/September).

30	100,0	0	0	4,5	47,7	36,8	6,7	93,3	0	92,6	0	0
71	100,0	0	0	1,3	44,1	50,0	17,3	77,3	0	74,6	0	0
119	8,4	88,2	3,4	0,3	55,5	39,9	35,3	64,7	0	80,0	5,0	0
132	1,5	97,7	0,8	0,3	59,1	38,3	15,3	84,7	0	79,0	8,9	0
245	11,0	79,6	9,4	0,3	46,5	49,6	9,6	65,2	10,7	61,8	17,5	0

(Auszahlung im Mai/Juni).

—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

<sup>1</sup> Die auf 100% fehlenden Pflanzen kamen nicht zur Blüte.

Die meisten Kreuzungen wurden wegen der Schwankungen innerhalb eines Klonen bzw. innerhalb eines Blütenstandes blütenreziprok durchgeführt. Das Ergebnis ist außerordentlich klar und eindeutig. Soweit eine reziproke Kreuzung durchgeführt werden konnte und soweit sich überhaupt eine Vererbung der Abänderungen nachweisen läßt, erfolgt eine mütterliche Vererbung. Eine Ausnahme bildet nur die Gruppe um die Abänderung *pallidovariabile*, die durch ein Plasmon-induziertes labiles Gen bedingt ist. Tabelle 22 gibt einen zusammengefaßten Überblick über einen Teil der durchgeführten Kreuzungen.

Sowohl die Störungen des *irregulare*-Komplexes wie die Pollensterilität wird in den Kreuzungen mit *hirsutum* München, Coimbra und Stuttgart nur mit dem Plasma der Abänderungen übertragen, d. h. nur dann, wenn die Abänderung als Mutter verwendet wird. Eine Komplikation tritt bei den Kreuzungen mit *hirsutum* Jena und Essen auf. Die Störungen des *irregulare*-Komplexes werden auch hier nur übertragen, wenn die Abänderung das Plasma liefert. (Das Auftreten einiger ganz seltener Ausnahmepflanzen beruht wahrscheinlich darauf, daß *irregulare*-ähnliche Defekte auch durch zufällige Wachstumsstörungen entstehen können.) In der reziproken Kreuzung mit *hirsutum*-Jena- und Essen-Plasma treten an ihrer Stelle die Störungen auf, die in diesen 2 Plasmen regelmäßig gefunden werden (MICHAELIS 1940—1948, I—VIII). Die gestauchten Pflanzen kommen zwar nur in geringer Zahl vor, doch ist das nach Einkreuzung plasmaeigener Genome zu erwarten. Bei diesen Kreuzungen tritt schließlich im *hirsutum*-Essen-Plasma Pollensterilität auf. Auch dies überrascht nach den in Tabelle 1 niedergelegten Erfahrungen nicht. Diese Komplikationen sind ein eindrucksvolles Zeichen, daß nicht nur das *adaequatum*- und *irregulare*-Plasma gegenüber dem ursprünglichen Plasma neue erbliche Eigenschaften hinzu gewonnen hat, sondern daß es auch die alten Eigenschaften verloren hat.

Tabelle 22. *Reciprokte (meist blütenreziproke) Kreuzungen verschiedener fertiler Pflanzen aus der F<sub>1</sub> der (hirsutum-Essen- × parviflorum-Tübingen)-Abänderungen.* (Auszahlungen August 1944.)

Kreuzungen mit den Abänderungen	Mit <i>hirsutum</i> München					Mit <i>hirsutum</i> Coimbra					Mit <i>hirsutum</i> Stuttgart			
	Keim- prozente	n	gestörte Pflanzen % <sup>1</sup>	sterile Pflanzen %	Keim- prozente	n	gestörte Pflanzen % <sup>1</sup>	sterile Pflanzen %	Keim- prozente	n	Keim- prozente	n	gestörte, sterile Pflanzen % <sup>1</sup>	%
<i>typicum</i> . . . . .	42,5 42,4	671 312	0,6? 0	0 0	67,5 43,8	407 225	0 0	0 0	56,5 62,0	278 133	— —	— —	0 0	0 0
<i>adacquatum</i> . . . . .	57,8 74,8	963 420	0,4? 0,3?	42,3 0	58,4 38,0	483 518	0 0	66,2 0	38,5 68,0	10 17	— —	— —	0 0	20,0 0
<i>rhytidophyllum</i> . . . . .	59,2 49,9	677 188	78,9 0,6?	36,1 0	53,3 53,0	842 256	36,3 0	41,5 0	— —	— —	— —	— —	— —	— —
<i>irregularare</i> . . . . .	50,8 22,8	360 30	97,8 0	81,0 0	— —	— —	— —	— —	55,9 48,0	97 23	— —	— —	95,9 0	46,1 0
Kreuzungen mit den Abänderungen	Mit <i>hirsutum</i> Jena					Mit <i>hirsutum</i> Essen								
	Keim- prozente	n	<i>irregularare</i> % <sup>1 2</sup>	Störungen des Jena- Plasmas % <sup>3</sup>	sterile Pflanzen %	Keim- prozente	n	<i>irregularare</i> % <sup>1 2</sup>	Störungen des Jena- Plasmas % <sup>3</sup>	sterile Pflanzen %	Keim- prozente	n	<i>irregularare</i> % <sup>1 2</sup>	Störungen des Jena- Plasmas % <sup>3</sup>
<i>typicum</i> . . . . .	69,3 83,3	466 185	0,2? 0	0 13,5	0 0	51,7 87,3	276 110	0 0	0 0,9	0 65,8	— —	— —	— —	— —
<i>adacquatum</i> . . . . .	78,1 79,7	1137 807	0,08? 0,25?	0,16? 5,7	0 0	37,7 74,2	116 21	0 0	0 0	0 —	— —	— —	— —	— —
<i>irregularare</i> . . . . .	71,9 76,1	449 197	28,1 0	0 2,5	0 0	86,4 73,6	172 14	4,1 0	0 0	0 12,6	— —	— —	— —	— —

<sup>1</sup> Störungen des *irregularare*-Komplexes.

<sup>2</sup> Auszahlungen an den Keimlingsrosetten im April 1944, da sich bei den Kreuzungen mit *hirsutum*-Jena- und Essen-Plasma die Störungen des *irregularare*-Komplexes zur Blütezeit schlecht manifestieren.

Diese Versuche belegen also eine eindeutige Beteiligung des Plasmas an der Entstehung der Abänderungen. Eine Entscheidung, ob Plasmonabänderungen vorliegen oder Genabänderungen, ist allerdings auch an diesen Versuchen noch nicht möglich. Man könnte immer noch annehmen, daß Gene abgeändert wurden, die sich nur im *hirsutum*-Essen-Plasma, nicht aber im Plasma der *hirsutum*-Sippen manifestieren können, oder daß das Plasma eine Labilität gerade der sog. plasmaempfindlichen Gene bedingt. Gerade die letzte Möglichkeit ist nicht von vornherein von der Hand zu weisen, da eine Beteiligung des Plasmas an der Entstehung der Genlabilität mehrfach in Betracht gezogen wurde (MICHAELIS 1949e). Beide Annahmen würden allerdings dazu zwingen, ganz neuartige Ansichten und Möglichkeiten der Genmutabilität anzunehmen.

4. Blütenreziproke Kreuzungen der Abänderungen untereinander. Eine endgültige Entscheidung, ob die beschriebenen Abänderungen auf Änderungen des Genoms oder des Plasmons beruhen, läßt sich nun dadurch führen, daß die einzelnen Abänderungen reziprok untereinander gekreuzt werden. Beide Kombinationen würden, wenn das Plasmon unverändert geblieben ist, das gleiche Plasma besitzen: das von *hirsutum* Essen bzw. Jena. Es dürften dann keine reziproken Unterschiede mehr auftreten. Erfolgt auch bei einer reziproken Kreuzung der Abänderungen untereinander eine mütterliche Vererbung, so würden die Versuche Plasmonunterschiede zwischen den einzelnen Abänderungen beweisen, also Änderungen des ehemaligen *hirsutum*-Essen- bzw. Jena-Plasmons. Tabelle 23 gibt einen kurzen, zusammenfassenden Überblick über einen Teil der durchgeführten Kreuzungen.

Leider war es wegen der Pollensterilität vieler Abänderungen nur möglich, eine kleine Anzahl von Abänderungen durch blütenreziproke Kreuzung zu prüfen. Von diesen wiesen sich die meisten (*irregularare*, *rhytidiophyllum*, die an *vernicosum* bzw. *pallidovariabile* beteiligte Stauchung, *adaequatum* und *transformatum*, vielleicht auch *diversivirescens*) als Abänderungen des plasmatischen Erbgutes aus. Sie werden nur mit dem Plasma der Eizellen, nur in ganz seltenen Ausnahmefällen auch durch den Vater (Übertritt von Pollenschlauchplasma!) weitergegeben. An der Entstehung der *pallidovariabile*-Pflanzen ist ein labiles Gen beteiligt, dessen Manifestation aber von ganz bestimmten genetischen und plasmatischen Bedingungen und von der Umwelt der Pflanze abhängig ist.

5. Rückkreuzungen. Nachdem bekannt ist, daß alle bisher geprüften Genome der verschiedenen *hirsutum*-Sippen weder im Plasma von *hirsutum* Jena, noch im Plasma von *hirsutum* Essen die hier beschriebenen Entwicklungsabweichungen zeigen, so muß auch die Einlagerung solcher *hirsutum*-Sippen-Genome in die Plasmen der verschiedenen Abänderungen auf dem Wege der Rückkreuzung Aussagen über deren erbliche Konstitution machen. Diese Rückkreuzungen sind zur Zeit noch nicht sehr weit gediehen. Bei der Einkreuzung der *hirsutum*-Sippe München in die Plasmen der Abänderungen blieb der

Tabelle 23 a.

♀	♂	n	vollfertil %	mäßig fertil %	± steril %	Knospen abgestoßen %
<i>adaequatum</i> × <i>transformatum</i>		62	24,2	24,2	48,4	3,2
<i>transformatum</i> × <i>adaequatum</i>		61	32,8	49,2	18,0	—



♀	♂	n	normal
			%
<i>irregulare</i> × <i>adaequatum</i> (bzw. <i>transformatum</i> )	<i>adaequatum</i> ( <i>transformatum</i> ) × <i>irregulare</i>	103	8,7
		187	100,0
<i>irregulare</i> × <i>pallidovariabile</i> (gestaucht)	<i>pallidovariabile</i> × <i>irregulare</i>	102	2,9
		142	73,9
<i>irregulare</i> × <i>rhytidiophyllum</i>	<i>rhytidiophyllum</i> × <i>irregulare</i>	161	7,4
		180	67,8
<i>rhytidiophyllum</i> × <i>adaequatum</i> (bzw. <i>transformatum</i> )	<i>adaequatum</i> (bzw. <i>transformatum</i> ) × <i>rhytidiophyllum</i>	197	59,4
		190	98,4
<i>rhytidiophyllum</i> × <i>diversivirescens</i>	<i>diversivirescens</i> × <i>rhytidiophyllum</i>	149	70,5
		†	?
<i>adaequatum</i> × <i>diversivirescens</i>	<i>diversivirescens</i> × <i>adaequatum</i>	37	100,0
		†	?
<i>adaequatum</i> × <i>pallidovariabile</i>	<i>pallidovariabile</i> × <i>adaequatum</i>	131	83,2
		210	79,5
<i>rhytidiophyllum</i> × <i>pallidovariabile</i>	<i>pallidovariabile</i> × <i>rhytidiophyllum</i>	112	42,3
		111	67,6

charakteristische Erbgang mindestens bis zur fünften bzw. vierten Rückkreuzungsgeneration völlig erhalten (Tabelle 24).

6. Prüfung der Fehlermöglichkeiten. Mit diesen Versuchen wäre der erste Nachweis von Plasmonabänderungen geglückt, wenn sich keine Einwendungen gegen die Versuchsmethodik machen lassen. Ein Einwand wäre z. B., der mütterliche Erbgang sei durch einen Gonen- oder Zygotenausfall oder durch Gonenkonkurrenz vorgetäuscht worden.

#### a) Prüfung auf chromosomale Störungen.

Fehlermöglichkeiten könnten bei einem Vorliegen chromosomaler Störungen vorkommen, eventuell auch bei einer Elimination einzelner Chromosomen oder Chromosomenstücke. Eine zytologische Prüfung wurde schon von BRÜCHER (1940) bei einigen seiner Normalisierungen durchgeführt und von mir und meinem Mitarbeiter, Herrn Dr. DOUWES<sup>1</sup>, wiederholt. Sie wurde ergänzt durch Untersuchung der Pollentetraden, da bei *Epilobium* Störungen der Reduktionsteilung infolge Genomabweichungen leicht an der Zusammensetzung der Tetraden und an der Form der Pollenkörner erkannt werden können. Nirgends ergab sich ein Hinweis über das Vorliegen chromosomaler Störungen.

Weiterhin gelang es nicht, durch Kreuzung verschiedener tetraploider ( $n = 109$ ), triploider ( $n = 105$ ) und heteroploider ( $n = 321$ ) *hirsutum*-Essenpflanzen mit *parviflorum* die hier besprochenen Abänderungstypen direkt zu erhalten. Eine Erklärung der Abänderungen durch chromosomale Störungen ist demnach nicht wahrscheinlich, würde auch viele Eigenheiten der Abänderungen nicht erklären können.

<sup>1</sup> Ich danke auch an dieser Stelle Herrn Dr. DOUWES für seine Mitarbeit.

belle 23b.

ge- staucht	<i>pallido- variabile</i>	<i>rhytidio- phyllum</i>	<i>diversi- vires- cens</i>	<i>irregulare</i> -Prozent					Durch- schnitt- licher Störungs- grad von <i>irregulare</i>
				Störungsgrad				$\Sigma$	
%	%	%	%	I. schwach	II.	III.	IV. extrem		
0	0	—	—	23,3	29,1	23,3	18,5	91,3	2,34
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	— <sup>1</sup>	—	—	10,8	52,1	7,8	26,5	97,1	2,52
14,1	14,1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	—	8,1	15,5	21,1	47,8	92,5	3,17
0	0	32,2	—	0	0	0	0	0	0
0	0	40,6	—	—	—	—	—	—	—
0	0	1,6?	—	—	—	—	—	—	—
0	0	26,2	3,4	—	—	—	—	—	—
—	—	?	?	—	—	—	—	—	—
0	0	0	0	—	—	—	—	—	—
—	—	—	?	—	—	—	—	—	—
0,8?	16,8	0	0	—	—	—	—	—	—
11,4	9,0	0	0	—	—	—	—	—	—
0	19,8	42,3	—	—	—	—	—	—	—
15,3	18,9	0	—	—	—	—	—	—	—

<sup>1</sup> Das *pallidovariabile*-Gen manifestiert sich in *irregulare*-Pflanzen nicht oder kaum.

## b) Prüfung von Zygoten- und Gonelimitation.

Selbstverständlich wurde bei den Kreuzungen auf Konkurrenz und Elimination von Gonen und Zygoten geachtet. Bei der Bestäubung der blütenreziprok durchgeführten Kreuzungen wurde nur soviel Pollen verwendet, daß die Pollenzahl ungefähr der Zahl der Samenanlagen entsprach und eine Gononkonkurrenz ausschied. Der Ansatz sowie die Keimung der Samen ist zum mindesten bei einzelnen der vielen durchgeführten Kreuzungen so gut, daß eine Erklärung der Zahlen durch Zygotenelimination ebenfalls ausscheidet. Gerade bei *Epilobium* läßt sich der Samenanatz dadurch sehr gut prüfen, daß auch unbefruchtete und taube Samenanlagen die Flughaare ausbilden und daher bei ihrer

Tabelle 24.

	<i>n</i>	Gestörte Pflanzen %	Durch- schnittlicher Störungsgrad
<i>irregulare</i> 1942, Pflanze E <sub>7</sub> . . . . .	1	—	2,0
<i>irregulare</i> × <i>hirsutum</i> München <sup>1</sup> . . . . .	45	93,3	2,9
<i>irregulare</i> × <i>hirsutum</i> München <sup>2</sup> . . . . .	19	84,2	3,2
<i>irregulare</i> × <i>hirsutum</i> München <sup>3</sup> . . . . .	40	100,0	3,3
<i>irregulare</i> × <i>hirsutum</i> München <sup>4</sup> . . . . .	40	100,0	—
<i>rhytidiophyllum</i> 1942, Pflanze E <sub>2</sub> , St. 13 . . . . .	1	—	1,0
<i>rhytidiophyllum</i> × <i>hirsutum</i> München <sup>1</sup> . . . . .	36	47,2	1,4
<i>rhytidiophyllum</i> × <i>hirsutum</i> München <sup>2</sup> . . . . .	5	100,0	1,6
<i>rhytidiophyllum</i> × <i>hirsutum</i> München <sup>3</sup> . . . . .	10	30,0	2,0
<i>rhytidiophyllum</i> × <i>hirsutum</i> München <sup>4</sup> . . . . .	35	71,4	2,1
<i>rhytidiophyllum</i> × <i>hirsutum</i> München <sup>5</sup> . . . . .	30	78,6	—

Der Exponent gibt die Anzahl der Einkreuzungen mit *hirsutum* ♂ an.

Anordnung in 4 Längsreihen leicht zu erkennen und auszuzählen sind. Ebenso erschien der Pollen der ausgewählten Blüten, von dem jeweils ein kleiner Teil mikroskopisch untersucht wurde, in vielen Fällen durchaus gut.

Um aber völlig sicher zu gehen, wurden von Abänderungspflanzen, die eine möglichst hohe, in einzelnen Fällen 100%ige mütterliche Vererbung ergeben, einzelne Tetraden auf die Narben normaler Pflanzen gelegt. Zur Erzielung eines Fruchtausatzes wurde nach 24 Stunden mit *Epilobium luteum* bzw. *parviflorum* nachbestäubt. Wenn es dabei gelingt, mehr als 2 *hirsutum*-Pflanzen aufzuziehen und wenn diese Pflanzen keine Abweichungen zeigen, so scheiden Gonen- und Zygotenelimination zur Erklärung der Abänderungen eindeutig aus (vgl. Tabelle 25).

Tabelle 25.

Kontrolle: *irregulare* ♀ × *hirsutum* München ♂. Samenkeimung 50,1%, Pflanzenzahl 183, davon *irregulare* 97,3%.

Tetradenbestäubung *hirsutum* München ♀ × *irregulare* ♂ (blütenreziprok zur Kontrolle!). 20 Bestäubungen: Erhalten wurden von jeder Tetrade

0	1	2	3	4 Pflanzen
12	3	2	1	2 mal

Sämtliche 18 Pflanzen waren völlig normal. Nach diesem Ergebnis scheidet Gonenelimination zur Erklärung der Reziprokenunterschiede mit Sicherheit aus.

### III. Versuche zur theoretischen Deutung der Abänderungen.

Nachdem zum mindesten ein Teil der beschriebenen Abänderungen als Abänderungen des plasmatischen Erbgutes erkannt ist, taucht die Frage auf, wie diese Plasmonabänderungen entstanden sind. Welche theoretischen Möglichkeiten bestehen, wurde schon in dem eingangs erwähnten Vortrage (1944, MICHAELIS 1949b) erörtert. Es kommen Plasmonmutationen und Plasmonumkombinationen in Betracht, die aber einstweilen praktisch nicht auseinander zu halten sind. Auch Mutationen plasmatischer Einheiten dürften sich erst nach Anreicherung oder nach Abtrennung der mutierten Einheiten, also erst nach deren Umkombination zu erkennen geben. Plasmonumkombinationen könnten weiterhin durch eine jeweils bei der Befruchtung neu erfolgende Plasmamischung entstehen, in unserem Falle durch eine Mischung von *hirsutum*-Eiplasma mit *parviflorum*-Pollenschlauchplasma. Es ist aber auch denkbar, daß eine Umkombination ohne eine solche unmittelbar vorangegangene Mischung erfolgen kann, wenn das Plasma nur eine irgendwann einmal entstandene Mischung ist. Es könnte z. B. eine stabilisierende Wirkung des Genoms durch die Bastardierung aufgehoben und dadurch Abänderungen durch Umkombination möglich werden. Es könnten schließlich bestimmte Gene oder Genkombinationen und bestimmte Umweltsbedingungen die Plasmonabänderungen auslösen.

Eine Entscheidung zwischen diesen Möglichkeiten: Plasmonumkombination nach Mischung und eine solche, gleichsam endonome ohne vorhergehende Mischung, ist nicht völlig unmöglich. Wenn auch zur Zeit noch keine entscheidenden Aussagen zu machen sind, so können doch vielleicht einige Versuche Ansätze zu einer Klärung der Fragen geben.

Nach allen bisherigen Erfahrungen über das Zusammenwirken von Plasmon und Genom bei *Epilobium* (MICHAELIS 1940—1948, I—VIII) sind in den einzelnen



natürlich vorkommenden Sippen Genom und Plasmon in ihren Wirkungsintensitäten so aufeinander eingestellt, daß eine harmonische Entwicklung erfolgt. Es handelt sich dabei allerdings nicht um direkte Beziehungen zwischen Kern- und Plasmagenen, wie sie z. B. zustande kommen, wenn die Plasmagene von den Kerngenen abstammen würden, sondern es handelt sich um ein auf dem Wege der Auslese entstandenes Gleichgewicht zwischen zum Teil gegensätzlich wirkenden, unabhängigen Zellkomponenten (MICHAELIS-BAKKER VIII, 1948). Mit diesen Verhältnissen hängt es zusammen, daß bei der Einkreuzung plasmafremder Gene die Entwicklungsstörungen meist zunehmen, bei Einkreuzung plasmaeigener Gene aber abnehmen. Wenn man nun an eine Plasmamischung bei der Befruchtung denkt, so könnte man diese Regel dazu verwenden, um bestimmte Abänderungstypen des *hirsutum-parviflorum*-Bastardes entweder dem Plasma der *hirsutum*-Mutter oder dem des *parviflorum*-Vaters zuzuweisen, je nachdem, ob die Manifestation durch die Einkreuzung mit *hirsutum* oder *parviflorum* gefördert oder abgeschwächt wird. Aus diesem Gesichtspunkte heraus wurden verschiedene Abänderungen teils mit *hirsutum* Essen bzw. Jena, teils mit *parviflorum* gekreuzt.

a) Vergleichende Einkreuzung von *hirsutum* und *parviflorum* in die Abänderungen.

Die Kreuzungen zeigen ein überraschend klares Ergebnis: Die Entwicklungsstörungen von *spodiophyllum* und *vernicosum*, die den Entwicklungsstörungen des Jena-Plasmas gleichen, also Melierung, Stauchung usw. hervorgerufen, verschwinden bei der Einkreuzung mit

Tabelle 26.

♀	♂	n	Sterile Pflanzen %	Pflanzen, die die Knospen abstoßen %
<i>adaequatum</i>	× <i>hirsutum</i> Essen	160	0	0
	× <i>parviflorum</i>	82	55,1	20,3

Jena bzw. Essen völlig bei *spodiophyllum* ( $n = 45$ ), bei *vernicosum* weitgehend ( $n = 165$ ). Nurmehr 5,5% der Pflanzen sind in letzterer Kreuzung schwach gestaucht. Bei der Einkreuzung von *parviflorum* in *vernicosum* und *spodiophyllum* nehmen die Störungen erheblich zu, so stark, daß Samenansatz (von 50,0 auf 22,1 Samen je Frucht) und Samenkeimung (von 33,0 auf 6,1%) sinken und es nurmehr gelingt, einige wenige, extrem gestörte und kaum lebensfähige Krüppel und Zwerge aufzuziehen.

Ähnlich verhält sich die Pollensterilität. Die Einkreuzung von *hirsutum* Essen in *adaequatum* gibt nur fertile (vgl. auch Tabelle 22), die von *parviflorum* aber zahlreiche pollensterile Pflanzen oder Pflanzen, deren Knospen vorzeitig abgestoßen werden (vgl. Tabelle 26).

Der *irregulare*-Komplex verhält sich dem gegenüber gegensätzlich. *Irregulare*-Pflanzen nehmen bei der Einkreuzung von *parviflorum* an Häufigkeit und Intensität erheblich ab (vgl. Tabelle 27 und Abb. 21).

Nach diesem Versuchsergebnis könnte man den *irregulare*-Komplex mit einer wesentlichen Beteiligung des *parviflorum*-Plasmas in Zusammenhang bringen, die eigentlichen *vernicosum*- und *spodiophyllum*-Störungen und die Pollensterilität des *adaequatum* mit dem *hirsutum*-Essen-Plasma, und man könnte die Entstehung

Tabelle 27.

♀	♂	n	Völlig normal %	irreguläre, rhytidio- phyllum %	Mittlerer Störungsgrad (Skala 0—4)	
					irreguläre	rhytidio- phyllum
irreguläre	× <i>hirsutum</i> Essen	165	10,0	90,0	2,5	0,9
	× <i>parviflorum</i>	90	82,2	17,8	0,3	0

der Abänderungen auf eine Vereinigung und nachfolgende Entmischung bzw. Umkombination beider Plasmen zurückführen. Diese Hypothese sei mit allem



Abb. 21. Einkreuzung von *Epilobium parviflorum* Tübingen (oben) und *hirsutum* Essen (unten) in die Abänderung (*hirsutum* Essen × *parviflorum* Tübingen) *irreguläre*. Die Einkreuzung von *parviflorum* setzt die *irreguläre*-Störung herab.

nur schlecht in Einklang bringen. Es wurde untersucht, ob sich ein Übertritt männlichen Plasmas bei der Befruchtung erweisen läßt. Ein zytologischer Nachweis ist mit großen Schwierigkeiten verknüpft, doch lassen sich aus Kreuzungen mit *albomaculaten* Pflanzen vielleicht gewisse Schlüsse ziehen. Es wurde daher mit vieler Mühe nach *albomaculaten parviflorum*-Pflanzen gesucht. Bisher wurden bei den entsprechenden *parviflorum*-Sippen trotz großer Pflanzenzahl keine spontan aufgetretenen *albomaculaten* Pflanzen beobachtet.

<sup>1</sup> Umfangreiche Versuche, die Frl. v. BEYME (1946/47) durchführte, um reziproke Unterschiede bei der Kreuzung von *Epilobium parviflorum*-Sippen untereinander aufzufinden und zu analysieren, scheiterten bisher, da die nach Verlust der Sortimente zur Verfügung stehenden *parviflorum*-Sippen bei Kreuzung keine Reziproken-Unterschiede zeigten.

Vorbehalt hier wiedergegeben. Sie ist mit manchen Unsicherheiten belastet und bedarf einer Bestätigung noch auf andere Weise. Vor allem ist es notwendig, das *parviflorum*-Plasma und die in ihm entstehenden reziproken Unterschiede kennenzulernen<sup>1</sup>. Es ist aber ebensogut denkbar, daß die Summe der das Plasmon der *hirsutum*-Sippen Essen und Jena zusammensetzenden Plasmonkonstituenten auch Einheiten enthält, die denen der *parviflorum*-Sippen ähnlich oder identisch sind, und daß diese ohne vorhergehende Mischung väterlichen und mütterlichen Plasmas in dem Bastard vermehrt und aussortiert werden. Auch in diesem Falle sind die geschilderten Versuchsergebnisse zu erwarten.

#### b) Kreuzungen mit *albomaculaten parviflorum*-Pflanzen.

Andere Versuche lassen sich mit der oben erwähnten Hypothese einer Plasmamischung bei der Befruchtung

BRÜCHER setzte in Müncheberg im Jahre 1941 einen Röntgenversuch an, in der Hoffnung, auf diesem Wege die Häufigkeit und damit die Wahrscheinlichkeit des Auffindens *albomaculater* Pflanzen zu steigern. In der  $F_1$  des Versuches fehlten die gesuchten Pflanzen. Erst in der  $F_2$  wurden 1944 von mir unter 33 057 *parviflorum*-Tübingen-Pflanzen neben einigen blassen, sehr undeutlichen Schecken 2 *albomaculate* Pflanzen gefunden. Ihr Auftreten kann mit der Röntgenbestrahlung nicht mit Sicherheit in Zusammenhang gebracht werden. Mit diesen *albomaculaten Parviflora* wurden möglichst zahlreiche Bestäubungen auf *hirsutum* Essen ausgeführt. Unter den 247 bisher aufgezogenen *hirsutum*  $\times$  *parviflorum*-Bastarden, die aus der Bestäubung mit Pollen aus Blüten weißer *parviflorum* Äste hervorgingen, wurden keine Schecken beobachtet. Will man nicht die an und für sich mögliche Annahme machen, daß die „weißen“ Gewebeteile und Pflanzen in den stark gestörten Bastarden nicht lebensfähig sind und ausfallen, so scheint ein Übertritt von väterlichen Plastiden aus dem Pollenschlauch zum mindesten nicht sehr häufig zu sein. Es ist nun zwar mißlich, aus der Häufigkeit eines Plastidenübertrittes auf die Häufigkeit eines Plasmaübertrittes zu schließen. Die Versuche geben jedenfalls keine Möglichkeit, eine so häufige Plasmanischung bei der Befruchtung nachzuweisen, als sie nach der Häufigkeit des Auftretens von Abänderungen zu fordern wäre.

Die Versuche mit *albomaculaten* Pflanzen sprechen weiterhin gegen die Annahme, daß an der Entstehung der beschriebenen Abänderungen das väterliche Plastom beteiligt ist. Die Abänderungen können auf keinen Fall durch einen Übertritt väterlicher Plastiden allein entstehen. Eine so mannigfaltige Mutation der mütterlichen Plastiden, die die Vielfalt der Abänderungen erklären könnte, kann aber wohl kaum angenommen werden. Es dürfte daher einstweilen berechtigt sein, bei den Abänderungen der reziprok verschiedenen Bastarde von Abänderungen vor allem des Plasmons, besser des Zytoplasmons zu sprechen, eine Annahme, die auch durch die Analyse der Chimären (MICHAELIS 1949 d) nahegelegt wird.

Auch folgender Versuch spricht gegen eine Annahme einer Mischung väterlichen und mütterlichen Plasmas: Die Pollenkörner von *Epilobium parviflorum* sind deutlich kleiner als die von *Epilobium hirsutum*. Ihre Reservestoffe reichen nur aus, um in dem längeren *hirsutum*-Fruchtknoten die Samenanlagen der oberen Hälfte zu erreichen. Es konnte die Vermutung gehegt werden, daß der Übertritt von Pollenschlauchplasma von dem Gehalt des Pollenschlauches an Reservestoffen und Plasma beeinflusst wird und dieser in einem Zusammenhange mit der Weglänge des Pollenschlauches steht. Es ergeben sich aber keine Unterschiede in der Variantenhäufigkeit und in der Art der Varianten zwischen Pflanzen, die von Samen aus verschiedener Fruchtknotenhöhe stammen.

Weitere Versuche zur Klärung der Variantenentstehung, vor allem Versuche zu einer mutativen Abänderung der Plasmonkonstituenten sind im Gange.

Zur Zeit ist die wahrscheinlichste Hypothese über die Entstehung der Plasmonabänderungen, daß sie durch den Genotyp der *hirsutum*  $\times$  *parviflorum*-Bastarde im Verein mit bestimmten Umweltsbedingungen ausgelöst werden.



## Schluß.

Ein Eingehen auf weitere Einzelheiten und Versuche, ebenso eine engere Verknüpfung der beobachteten Tatsachen mit der Theorie (vgl. MICHAELIS 1948 a—c, 1949 a—d) dürfte hier zu weit führen. Es sollten nur die wichtigsten bisher erhaltenen Ergebnisse dargestellt und auf die theoretisch hochinteressanten Plasmonabänderungen hingewiesen werden.

Abschließend sei noch kurz erwähnt, daß Abänderungen, die in vieler Beziehung den hier beschriebenen Abänderungen der *hirsutum* × *parviflorum*-Bastarde gleichen, auch bei *hirsutum*-Sippen-Kreuzungen beobachtet wurden. Sie unterscheiden sich von ihnen aber wesentlich dadurch, daß sie trotz ihrer vegetativen hohen Konstanz nicht auf die Nachkommen vererbt werden. Sie stellen ein Bindeglied zwischen Modifikationen und erblichen Abänderungen dar. Sie sind an anderer Stelle beschrieben worden (MICHAELIS 1948 d).

## Zusammenfassung.

An bestimmten *Epilobium-hirsutum* × *parviflorum*-Bastarden treten zahlreiche Abänderungen auf. Es werden die wichtigsten Abänderungen und ihr merkwürdiges Verhalten beschrieben und die Versuche geschildert, die den Nachweis führen, daß die Varianten auf Abänderungen des plasmatischen Erbgutes beruhen.

## Literatur.

- BRÜCHER, H.: Spontanes Verschwinden der Entwicklungshemmungen eines Artbastardes. *Flora* (Jena) **134**, 215 (1940). — MICHAELIS, P.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. III. Zur Frage der Übertragung von Pollenschlauchplasma in die Eizelle und ihre Bedeutung für die Plasmavererbung. *Planta* (Berl.) **23**, 486 (1935). — Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. I. Die reziprok verschiedenen Bastarde der *Epilobium hirsutum*-Sippe Jena. *Z. Vererbungslehre* **78**, 187 (1940). — II. Über die Konstanz des Plasmons der Sippe Jena. *Z. Vererbungslehre* **78**, 223 (1940). — III. Über die genischen Grundlagen der im Jena-Plasma auftretenden Hemmungsreihe. *Z. Vererbungslehre* **78**, 295 (1940). — MICHAELIS, P., u. M. v. DELLINGSHAUSEN: Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. IV. Weitere Untersuchungen über die genischen Grundlagen der extrem stark gestörten Bastarde der *Epilobium hirsutum*-Sippe Jena. *Z. Vererbungslehre* **80**, 373 (1942). — MICHAELIS, P.: Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. V. Über die Bedeutung der Genquantität für die Manifestation reziproker Unterschiede. *Z. Vererbungslehre* **80**, 429 (1942). — VI. In welcher Weise sind an der Manifestation der im Jena-Plasma auftretenden Entwicklungstendenz die Gene dieser Sippe beteiligt. *Z. Vererbungslehre* **80**, 454 (1942). — VII. Vergleichende Untersuchungen über das Plasmion der *hirsutum*-Sippe Jena und der ihm ähnlichen Plasmone. *Z. Vererbungslehre* **82**, 343 (1948). — MICHAELIS, P., u. D. BAKKER: Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. VIII. Vergleichende Untersuchungen über das Plasmion mehrerer *hirsutum*-Sippen, die bei reziproker Kreuzung Unterschiede der Pollenfertilität zeigen. *Z. Vererbungslehre* **82**, 384 (1948). — MICHAELIS, P.: Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden bei *Epilobium*. I. Über die Bastarde verschiedener Sippen der Arten *Epilobium hirsutum* mit *Epilobium parviflorum* resp. *Epilobium montanum*. *Flora* (Jena) **137**, 1 (1943). — MICHAELIS, P., u. H. ROSS: Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden bei *Epilobium*. II. Über Abänderungen an reziprok verschiedenen und reciprok gleichen Artbastarden. *Flora* (Jena) **137**, 24 (1943). — MICHAELIS, P.: Über das genetische System der Zelle. *Naturw.* **34**, 18 (1947a). — Über die Vererbung der Plasmonvarianten reziprok verschiedener *Epilobium hirsutum-parviflorum*-Bastarde. *Naturw.* **34**, 280 (1947b). — Über die gleitende Veränderung des Plasmotypus. *Biol. Zbl.* **67**, 32 (1948a). — Über parallele Modifikation, Dauermodi-

fikation und erbliche Abänderung des Plasmons. Z. Naturf. **3 b**, 196 (1948 b). — Zur Theorie der Krebsentstehung. Z. Krebsforsch. **56**, 165 (1948 c). — Über einige Abänderungen an reziprok verschiedenen *Epilobium-hirsutum*-Bastarden. Z. Vererbungslehre **82**, 197 (1948 d). — MICHAELIS, P. u. G.: Über die Konstanz des Zytoplasmons bei *Epilobium*. Planta (Berl.) **35**, 467 (1948 e). — MICHAELIS, P.: Über die Beseitigung von Entwicklungsstörungen auf dem Wege der Plasmonabänderung. Züchter **1949 a**. — Prinzipielles und Problematisches zur Plasmavererbung. Vortrag gehalten am 24. Nov. 1944 vor der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Biol. Zbl. **1949 b**. — Über die Beziehungen zwischen Krebsentstehung und plasmatischer Vererbung. Z. Krebsforsch. **1949 c**. — Über die Bedeutung der Chimärenbildung für die Entstehung und die Deutung der Plasmovariation. Abgeschlossen. 1949 d. — Über Plasmon-induzierte Genlabilität. Abgeschlossen. 1949 e. — ROSS, H.: Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. I. Die Aktivität der Peroxydase in reziproken *Epilobium*-Bastarden mit der Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **79**, 503 (1941). — IV. Die verschiedene Ausbildung der reziproken Unterschiede in tageslängenabhängigen und anderen Wuchsformen und die modifikativen Enthemmungen. Z. Vererbungslehre **82**, 98 (1948). — V. Über die Peroxydaseaktivität in gehemmten und enthemmten Wuchsformen reziproker *Epilobium*-Bastarde mit der *hirsutum*-Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **82**, 187 (1948). — Plasmonbedingte gerichtete Erbvariation an Seitentrieben, Ausläufern und Rosetten von *Epilobium*-Bastarden. Naturw. **33**, 316 (1946).

Dr. PETER MICHAELIS, (20 a) Voldagsen über Hannover,  
Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung.

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

## ÜBER EIN PLEIOTROPES, LABILES GEN BEI PETUNIA NYCTAGINIFLORA.

Von

GERHARD BENL

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. September 1948.)

Angeregt durch die 1936 erschienenen Veröffentlichungen des NAWASHIN-Instituts über die erfolgreiche Auslösung von Mutationen durch Einwirkung hoher Temperaturen auf ruhende Samen begann der Verfasser im gleichen Jahre eine Versuchsserie in der Absicht, auf dieselbe Weise, aber durch Einwirkung auf ausgewachsene Pflanzen eines reinen, selbstfertilen Stammes von *Petunia* (Nr. 258 A, eine der üblichen hochstämmigen Formen mit weißen, hellviolett geränderten Blüten, aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Abteilung F. v. WETTSTEIN) im Augenblick der Befruchtung bzw. der ersten Teilungen der Zygote, Mutationen zu erzielen. Dabei wurden in einer ersten Serie (A) 50 Pflanzen Temperaturen von 39—57° C und zwar, je nach der Temperaturhöhe, 1—73 Stunden lang, in einer zweiten Serie (B) 20 Individuen solchen zwischen 41 und 46° C 14—74½ Stunden lang ausgesetzt. Es zeigte sich, daß Temperaturen über 45,5° C bei einer Einwirkungsdauer von mehr als 21 Stunden nicht ertragen wurden, so daß aus der Versuchsserie A (1936) nur 22% fertile Pflanzen hervorgingen, während von der Serie B (1937) 90% der behandelten Individuen eine Nachkommenschaft lieferten. Insgesamt wurden in den Jahren 1937 bis 1942 3190 F<sub>2</sub>-Nachkommenschaften zu je 48 Individuen angebaut, die Aufzucht der entsprechenden Kontrollpflanzen zog sich bis 1945 hin. Unter ihnen konnte keine Spontanmutation beobachtet werden. In dem hitzebehandelten Material entstanden, von zwei Chlorophyllchimären abgesehen, zwei Mutationen, und zwar eine unter 633 F<sub>1</sub>-Individuen der Serie A, eine zweite, sterile unter 2557 F<sub>1</sub>-Pflanzen der Serie B. Diese Rate ist zu gering, als daß man eine mutationsauslösende Wirkung der Temperaturschocks für erwiesen halten und damit zur ursprünglichen Fragestellung etwas aussagen könnte. Jedoch ist die in der Serie A zutage getretene Erbänderung einer näheren Betrachtung wert.

Die Ausgangspflanze (XXXIV) war 75 Stunden nach der Bestäubung 45½ Stunden lang bei annähernd vollständiger Wasserdampfsättigung der Atmosphäre einer konstanten Temperatur von 42° C ausgesetzt gewesen; unter den F<sub>1</sub>-Pflanzen war XXXIV/130 phänisch durch die Siebenzahl der Kelchblätter und Blütenkronzipfel, durch eine stark eingebuchtete, verbreiterte Narbe (Verdoppelungserscheinung) und einen abnormal dicken Fruchtknoten ihrer ersten Blüten aufgefallen, Merkmale, die neben vielen anderen unter der gesamten Nachkommenschaft der hitzebehandelten Pflanzen mehrmals beobachtet wurden und die sich als Modifikationen erwiesen. Diese Pflanze enthielt außerdem eine genotypische Änderung. Nach Selbstung entstand eine F<sub>2</sub>, die zunächst unter 46 (Reihe a), dann unter 45 (b) Pflanzen je 11 und schließlich unter 404 Individuen (c) 99 Mutanten und damit ein Spaltungsverhältnis 3,0242 : 0,9758 ( $D/m = 0,3086$ ;  $\chi^2 = 0,097$ ;  $P = 0,8—0,7$ ) lieferte. Das beweist den monohybrid rezessiven Charakter der Neubildung. Die Heterozygoten sind äußerlich von den homozygot Normalen nicht zu unterscheiden.

Die Mutante weicht so stark von der Normalform ab, daß sie als ein gutes Beispiel für Pleiotropie betrachtet werden kann. Zunächst gehen mit dem 5. bis



7. Blatt der 4--5 Wochen alten Sämlinge eigenartige Veränderungen am Blattstiel und an den Blattnerven vor sich: sie werden rissig und brüchig, schrumpfen an einzelnen Stellen und verfärben sich. Die Blattfläche wird dadurch geknickt oder gewellt, bricht schon bei geringer Beanspruchung durch und bleibt überdies im Wachstum zurück. Die Neubildung wurde daher mutatio *crispa* (*cri*) benannt (Abb. 1). In fortgeschrittenen Stadien sind die Blätter stumpf, oft muschelförmig gewölbt und stets glanzlos. Früher oder später zeigen auch die Sproßteile, Haupt- und Nebensprosse, besonders an den Basalteilen verschieden große, gelbbraune Flecken. Unabhängig davon ist das Streckungswachstum sehr gehemmt, so daß schließlich die ganzen Pflanzen einen gestauchten, buschigen

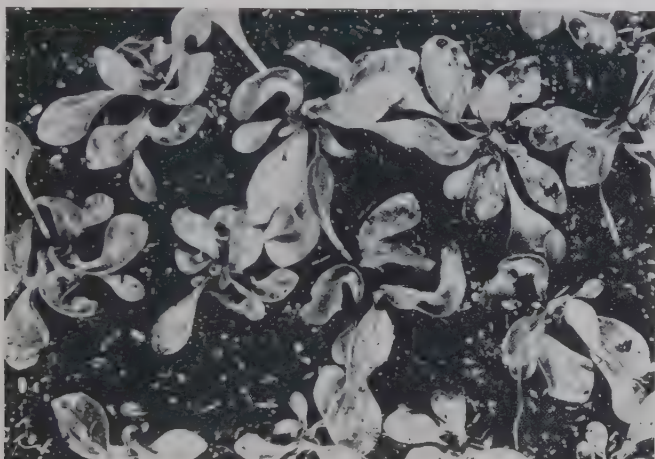


Abb. 1. *Petunia nycaginiflora* mutatio *crispa*. 2½ Monate alte Sämlinge.

Habitus erhalten (Abb. 2). Gelingt es, die Mutanten zum Überwintern und im kommenden Frühjahr zu neuem Wachstum zu bringen, dann treiben sie lange, kleinblättrige Seitensprosse und erreichen schließlich eine stattliche Höhe. Die Blüten entbehren im Knospenzustand jeglichen Chlorophyllgehalts. Die Korolle ist schneeweiß, selten treten kleine, unregelmäßige, hellrote Flecken oder Sektoren auf, und manchmal ist die Blütenröhre durch Anthozyan schwach gefärbt. Erblichkeit dieser kleinen Merkmalsunterschiede konnte nicht nachgewiesen werden. Das Saftmal der Mutante ist blasser gefärbt. Der Blütenrand ist mehr oder minder stark gewellt und gebuchtet. Die Blüten sind kleiner als die der Ausgangssippe. Die Ansatzstelle der Stamina an der Wandung der Blütenröhre liegt tiefer, so daß die Narbe über den Antherenkreis bedeutend hinausragt (Abb. 3). Die Antheren sind fast durchwegs schlecht ausgebildet, klein, ganz oder teilweise steril. Durch eine besondere Merkwürdigkeit zeichnen sich die Früchte aus: rund  $\frac{3}{5}$  von ihnen (an 1360 *cri*-Pflanzen der F<sub>2</sub>-Nachkommenschaften von XXXIV/130a wurden neben 1679 normalgestalteten 2368 abnormale Kapseln gezählt) erhalten in noch unreifem Zustand einen Längsspalt, der in seiner Breite bis zu  $\frac{1}{3}$  des größten Kapselumfangs einnehmen oder nur angedeutet sein kann. Klaffende Früchte sind stets, und zwar auf der den Spalt tragenden Seite, partiell steril. Die Zahl der befruchteten Samenanlagen ist nicht entscheidend für die Ausbildung dieses Merkmals; es ist belanglos, ob voll bestäubt

wird oder ob nur ein Bruchteil der vorhandenen Samenanlagen zur Entwicklung kommt. Im übrigen erzeugen die aus normalen wie aus gespaltenen Kapseln



Abb. 2. *Petunia nyctaginiflora* mutatio *crispa*. In Blüte stehende Individuen; rechts gleichaltrige Pflanze der Ausgangssippe.

stammenden Individuen prozentual annähernd die gleiche Menge aufgerissener Früchte: Samen aus einer normalen Kapsel ergaben 76 *crispa*-Pflanzen mit insgesamt 144 normalen und 253 aufgerissenen Früchten, Samen aus einer vorzeitig längsgespaltenen Kapsel lieferten 65 *crispa*-Pflanzen mit insgesamt 139 normalen und 202 abnormalen Früchten.

Unter dem Einfluß der natürlichen sommerlichen Vegetationsbedingungen treten einzelne Merkmale der Mutante, wie die Stauchung des Wuchses, die Deformierung der Blätter, zurück oder werden zumindest abgeschwächt. Die Ergebnisse einer systematischen Untersuchung des jahreszeitlichen Einflusses auf die Expressivität des *crispa*-Gens ergaben, daß mit steigender Temperatur und besserer Belichtung einige Merkmale sich

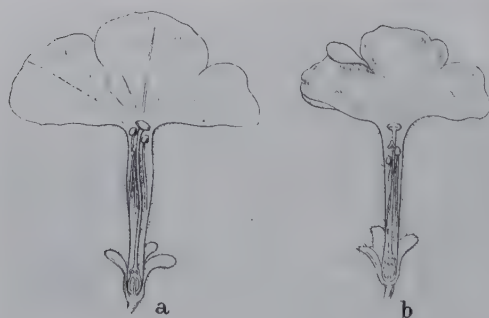


Abb. 3 a u. b. Längsschnitt durch die Blüten einer Pflanze der Ausgangssippe (a) und einer *crispa*-Pflanze (b).

denen der Ausgangssippe nähern; je mehr die Hauptentwicklung in die lichtarmen Monate fällt, desto ausgeprägter kommen die Eigenschaften der Mutante zum Vorschein (Abb. 4). Unbeeinflusst durch diese Außenfaktoren bleiben die rein weiße Blütenfarbe, die Fleckenbildung am Sproß, die Änderung der Blattnevenstruktur, der, wenn auch mit verschiedener Häufigkeit (Zählung nicht vorgenommen) zu beobachtende vorzeitige Kapselriß.

Die Vitalität der Mutante ist unter weniger günstigen Außenfaktoren bedeutend geringer als die der Standardform. Unter Gewächshausbedingungen

erliegen, insbesondere in lichtschwachen Monaten, *crispa*-Pflanzen im Konkurrenzkampf (z. B. bei dichter Aussaat) mit normalen Individuen.

Es wurden je 12 Pfropfungen zwischen *crispa*-Pflanzen und solchen der Ausgangssippe durchgeführt. Eine Beeinflussung der Merkmalsbildung der Ausgangssippe

durch die Mutante, wie sie v. WETTSTEIN und PIRSCHLE (1938) bei Verwendung der Mutante „defecta“ gefunden hatten, wurde nicht beobachtet, gleichgültig, welcher Partner Reis oder Unterlage war.

Bei einer zytologischen Untersuchung nach der Quetschmethode (Carmin-Essigsäure) wurden keine Abweichungen der Zahl, Größe und Gestalt der Chromosomen des normalen Satzes ( $n = 7$ ) beobachtet.

*cri* ist ein labiles Gen, das eine deutliche Tendenz zur Rückmutation hat.

Durch Selbstung von Mutanten aus der  $F_2$  entstand eine Nachkommenschaft, die unter 2562 Individuen 455, d. i.  $17,76 \pm 0,755\%$  mit dem Phän der Ausgangssippe enthielt. Eine Weiterzucht von *crispa* ergab in  $F_4$  neben 9557 Mutanten 1048, also  $9,88 \pm 0,29\%$  Rückmutanten, in  $F_5$   $5,7 \pm 0,558\%$ , so daß die Annahme eines allmählichen Abklingens der Rückmutationen, etwa im Sinne einer Stabilisierung des neuen Allels, naheläge. Die Resultate der einzelnen Aufzuchten (Tabelle 1—3) divergieren jedoch untereinander so stark, daß nicht nur der Homogenitätstest für jedes Jahresergebnis negativ ausfällt, sondern daß auch für den Rückgang der Labilität keine statistische Sicherung zu erbringen ist<sup>1</sup>. Durch die „methodische Variabilität“ (H. MARQUARDT 1949) allein kann dieser Sachverhalt nicht erklärt werden, vielmehr schei-



Abb. 4. *cri*-Pflanzen, 6 Monate alt (phot. 15. 4. 1939), Übergangsform.

nen die Bedingungen, unter denen es im Einzelfall zur Rückmutation kommt, von Pflanze zu Pflanze derart zu variieren, daß alle Voraussetzungen für eine vergleichende Betrachtung der Ergebnisse fehlen.

Tabelle 1. Rückmutationen in  $F_2$ .

$F_2$ (Phän <i>crispa</i> ) Nr.	$F_3$		
	<i>crispa</i>	+	%
XXXIV/130 a—3	206	26	11,21
XXXIV/130 a—5	108	17	13,60
XXXIV/130 a—9	198	22	10,00
XXXIV/130 a—11	235	17	6,75
XXXIV/130 a—12	161	2	1,23
XXXIV/130 a—13	349	15	4,12
XXXIV/130 a—17	51	195 (!)	79,27
XXXIV/130 a—23	32	1	3,03
XXXIV/130 a—35	344	11	3,20
XXXIV/130 a—38	144	144 (!)	50,00
XXXIV/130 a—42	279	5	1,76
	2107	455	184,17

Mittelwert  $M_1 = 16,74\%$

Streuung  $\sigma_1 = 23,7$

Mittlerer Fehler  $m_1^2 = 51,17$ .

nen die Bedingungen, unter denen es im Einzelfall zur Rückmutation kommt, von Pflanze zu Pflanze derart zu variieren, daß alle Voraussetzungen für eine vergleichende Betrachtung der Ergebnisse fehlen.

<sup>1</sup> Für die Hilfe bei der statistischen Auswertung des Materials bin ich Frl. Dr. C. HARTE, Freiburg, zu besonderem Dank verpflichtet.



Tabelle 2. Rückmutationen in  $F_3$ .

% der Pflanzen mit +-Phän in $F_4$	0	0,1 bis 4,9	5,0 bis 9,9	10 bis 19,9	20 bis 29,9	30 bis 39,9	40 bis 49,9	50 bis 59,9	60 bis 69,9	70 bis 79,9	80 bis 89,9	90 bis 99,9	100
Anzahl der Aufzuchten	10	37	9	12	7	1	1	0	1	1	0	0	1
Gesamtzahl der Indi- viduen in diesen Auf- zuchten	832	5511	1180	1284	1030	97	288	0	271	50	0	0	62
Davon rück- mutiert	0	176	74	149	195	30	138	0	187	37	0	0	62

$$M_2 = 10,88\% \quad \sigma_2 = 16,88 \quad m_2^2 = 3,56.$$

Das nach Selbstung der durch Rückmutation entstandenen  $F_3$ -Individuen mit dem +-Phän erhaltene Mendelverhältnis weicht mit 3,26:0,74 gesichert von der Erwartung 3:1 ab ( $P < 0,01$ ), während die Aufspaltungsdaten von Rückmutanten, die sich erstmalig in der  $F_4$  zeigten (Tabelle 4), statistisch noch einwandfrei sind. Der Überschuß an Pflanzen ohne Mutantenmerkmale kann nicht überraschen, da Rückmutationen nicht nur in der *cri cri*-Phase erfolgen, sondern Übergänge von *cri*- zu +-Gameten auch in Heterozygoten zu erwarten sind. Weil, wie aus den Einzelwerten der drei Generationen (Tabelle 1—3) erschlossen wurde, 5,16% aller Gameten rückmutieren, sind 2,67% der rückmutierten, phänotypisch normalen Pflanzen als homozygot anzusehen.

Kreuzungen *cri*  $\times$  + wie auch +  $\times$  *cri* ergaben nur Pflanzen mit dem Phänotyp der Ausgangssippe, die ihrerseits wieder nach dem einfachen Dominanzschema aufspalteten; die erhaltenen Werte (Tabelle 5) liegen innerhalb der Fehlergrenze.

Als ein Beispiel wirklicher Pleiotropie ist die Mutante insofern von Bedeutung, als die meisten bisher bekannten Fälle extremer Pleiotropie auch als hochgradige Koppelungen gedeutet werden konnten: im vorliegenden Falle sind solche Zweifel ziemlich ausgeschlossen. Die starke Einflußnahme des *crispa*-Gens auf entwicklungsphysiologisch weitgehend voneinander unabhängige Merkmale machen die Neubildung überdies zu einem brauchbaren Ausgangsmaterial für genetisch-physiologische Untersuchungen<sup>1</sup>. Ferner demonstriert

Tabelle 3. Rückmutationen in  $F_4$ .

% der Pflanzen mit +-Phän in $F_5$	0	0,1 bis 4,9	5,0 bis 9,9	10 bis 19,9	20 bis 29,9	30 bis 39,9	40 bis 49,9	50 bis 59,9	60 bis 69,9	70 bis 79,9	80 bis 89,9	90 bis 99,9	100
Anzahl der Aufzuchten	6	19	6	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Gesamtzahl der Indi- viduen in diesen Auf- zuchten	287	909	290	144	48	0	50	0	0	0	0	0	0
Davon rück- mutiert	0	28	18	17	13	0	23	0	0	0	0	0	0

$$M_3 = 5,69\% \quad \sigma_3 = 8,42 \quad m_3^2 = 1,97.$$

<sup>1</sup> Samenmaterial steht Interessenten zur Verfügung.

*crispa* in auffälliger Weise die Abhängigkeit der Expressivität eines Gens von den Außenfaktoren. Schließlich gewinnt die Mutation durch ihren labilen Charakter an Interesse. Fälle von Rückmutationen aus dem rezessiven in den dominanten Status, wo „nach Selbstung der Mutante in der nächsten Generation stets eine mehr oder minder große Anzahl normaler, meist heterozygoter Individuen zu finden sind“, wurden bereits 1938 von H. STUBBE zusammengestellt. Nach der

Tabelle 4. Aufspaltung von Rückmutanten.

F <sub>4</sub> (Phän +)	F <sub>5</sub>	
	+	<i>crispa</i>
Nr.		
XXXIV/130a-13/1-1 bis -13/1-6	608	186
XXXIV/130a-13/2-1 bis -13/2-2	196	60
XXXIV/130a-13/8-1 bis -13/8-2	191	57
XXXIV/130a-13/10-1 bis -13/10-2	193	66
XXXIV/130a-13/11-1	112	40
XXXIV/130a-13/30-1	61	19
XXXIV/130a-13/38-1 bis -13/38-3	169	52
XXXIV/130a-13/39-1	44	12
	1574	492

$$P_{\text{hom}} = 0,99 - 0,98 \quad \text{Verhältnis } 3,047 : 0,953 \quad \chi^2 = 1,549;$$

$$P = 0,3 - 0,2.$$

dort vertretenen Ansicht hätte man zwischen mutablen Genen, die mit diskontinuierlichen Übergängen umschlagen, und labilen Genen im engeren Sinn, bei denen sich die Veränderungen ganz allmählich vollziehen, bis sie „in dem stabilen Endzustand ausschwingen“, zu unterscheiden. *crispa* wäre demnach als mutables Gen zu bezeichnen, jedoch hat sich die STUBBESCHE Klassifizierung in der Literatur nicht durchgesetzt (s. H. LAMPRECHT 1941). Was die Abnahme der Rückmutationen, die allerdings einer statistischen Sicherung entbehrt, betrifft, so wird man bei dieser Erscheinung an die Verringerung der nach erfolgter somatischer Konversion feststellbaren Labilität der *Cr*-Gene cruciater Oenotheren (O. RENNER 1942) erinnert. Während man aber dort als Ursache für die Rückmutation des *Cr*-Gens den heterozygoten Zustand, also die Einwirkung des rezessiven Allels, verantwortlich macht, ist bei *crispa* eine solche Erklärung nicht zu geben. Andererseits sei in diesem Zusammenhang noch auf die Untersuchungen von B. P. KAUFMANN (1942) und E. SUTTON (1943) hingewiesen, die ergaben,

Tabelle 5. Kreuzungen *cri* × + und + × *cri*.

Kreuzung	F <sub>2</sub> (Phän +)	F <sub>4</sub>		
		+	<i>crispa</i>	Aufspaltungs- verhältnis
XXXIV/130a-5 × +	XXXIV/130a-5 × +/ -1 bis -8	509	150	3,09:0,91
XXXIV/130a-9 × +	XXXIV/130a-9 × +/ -1 bis -10	1251	366	3,095:0,905
XXXIV/130a-12 × +	XXXIV/130a-12 × +/ -1 bis -14	1322	455	2,976:1,024
+ × XXXIV/130a-3	+ × XXXIV/130a-3/ -1 bis -14	1428	495	2,97 : 1,03
+ × XXXIV/130a-38	+ × XXXIV/130a-38/ -1 bis -5	287	83	3,103:0,897
		4797	1549	3,024:0,976

$$P_{\text{hom}} = 0,2 - 0,1 \quad \text{für } 3:1 \text{ ist } \chi^2 = 1,1817 \quad P = 0,3 - 0,2.$$

daß subtilste, d. h. nur in den Speicheldrüsenchromosomen nachweisbare Veränderungen des chromosomalen Gefüges Rückmutationen im Gefolge haben können.

### Zusammenfassung.

Es wird eine sehr labile, monogenisch bedingte Mutation pleiotropen Charakters bei *Petunia* beschrieben. Sie entstand durch Hitzebehandlung oder spontan. Ihre Expressivität ist stark umweltbedingt, ihre Vitalität steht hinter jener der Ausgangssippe zurück. Sie neigt, insbesondere in ihrer ersten Nachkommen-schaft, sehr zur Rückmutation. Nach Pfropfung der Mutante auf die Ausgangs-sippe und reziprok ließ sich gegenseitige Beeinflussung der Merkmalsbildung nicht erkennen.

### Literatur.

KAUFMANN, B. P.: Reversion from roughest to wild type in *Drosophila melanogaster*. Genetics (Am.) 27, 537 (1942). — LAMPRECHT, H.: Über Genlabilität bei *Pisum*. Züchter 13, 97 (1941). — MARQUARDT, H.: Die methodische Variabilität in der genetischen Methode der experimentellen Mutationsforschung bei Pflanzen. (Im Druck). — RENNER, O.: Beiträge zur Kenntnis des *cruciata*-Merkmals der Oenotheren. IV. Gigas-Bastarde. Labilität und Konversibilität der *Cr*-Gene. Z. Vererbungslehre 80, 590 (1942). — STUBBE, H.: Gen-mutation I. In Handbuch der Vererbungswissenschaft, II. F., S. 185ff. Berlin 1938. — SUTTON, E.: Bar eye in *Drosophila melanogaster*: a cytological analysis of some mutations and reverse mutations. Genetics (Am.) 28, 97 (1943). — WETTSTEIN, F. v., u. K. PIRSCHLE: Über die Wirkung heteroplastischer Pfropfungen und die Übertragung eines Gen-bedingten Stoffes durch Pfropfung bei *Petunia*. Biol. Zbl. 58, 123 (1938).

Dr. Dr. GERHARD BENL, (17b) St. Blasien (Schwarzwald).



Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

## PERMEABILITÄTS-UNTERSUCHUNGEN AN POLYPLOIDEN ZELLEN.

Von

HANS J. BOGEN.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 21. Januar 1949.)

### A. Einleitung.

Die Permeabilitätsstudien, die in den letzten 1½ Jahrzehnten an den verschiedenen Pflanzenzellen ausgeführt worden sind, haben bekanntlich zu der Einsicht geführt, daß die Permeabilitätsverhältnisse unerwartet stark mit dem Objekt variieren. Ein allen Objekten gemeinsamer Nenner, wie ihn z. B. unsere Permeabilitätstheorien darstellen könnten, war kaum aufzufinden, und es ist daher nicht verwunderlich, daß nach anderweitigen theoretischen oder empirischen Ordnungsprinzipien gesucht wurde. Ein solches empirisches Prinzip erblickte HÖFLER (1930) in den sog. „spezifischen Permeabilitätsreihen“, das sind die Reihenfolgen der nach ihrer Permeationsgeschwindigkeit geordneten Stoffe. Dieses Prinzip konnte zugleich als Basis für Vergleiche dienen, und so wurden die spezifischen Permeabilitätsreihen zu einem wichtigen, unentbehrlichen Hilfsmittel der „vergleichenden Protoplasmatik“ wie der Zellphysiologie überhaupt.

Dagegen stellte sich allmählich und im Gefolge zahlreicher Kontroversen immer mehr heraus, daß die spezifischen Permeabilitätsreihen zu einer Stellungnahme für oder gegen die Permeabilitätstheorien ebensowenig ausreichen wie zu einer *Erklärung* der Permeabilitätsunterschiede. Es ist ferner nicht möglich, die Reihen zur *Charakterisierung* spezifischer Plasmen bzw. als Plasmamerkmale zu verwenden, weil sich die Permeabilitätsphänomene am Zytoplasmaphänotyp abspielen, an dessen Zustandekommen spezifische wie unspezifische, nämlich genotypische, entwicklungsdifferenzierte und modifikative Plasmamerkmale (HUBER) beteiligt sind. Nachdem HUBER (1943) die Formulierung gegeben hat, „daß man der einzelnen Permeabilitätsreihe nicht ansehen kann, welcher der 3 Kategorien sie angehört“, dürfte in diesem Punkte eine befriedigende Übereinstimmung erzielt worden sein, und es erhebt sich nunmehr erst recht die Forderung, die kausalanalytische Untersuchung der Reihen so weit zu treiben, daß die *Ursachen* für die gerade so beschaffenen Reihen erkennbar werden, und daß es möglich wird, die Anteile jener 3 Kategorien gegeneinander abzugrenzen. Mit anderen Worten und etwas vereinfacht ausgedrückt: es muß versucht werden zu ermitteln, wie die Permeabilität der plasmatischen Grenzschichten durch innere und äußere Faktoren bestimmt wird.

Dank der Möglichkeit, die *Außenbedingungen* nach dem Belieben des Experimentators *definierbar* zu ändern, haben wir über deren Einwirkung auf die Permeabilität schon gewisse konkrete Vorstellungen. Hingegen besitzen wir noch keinerlei Kenntnis, in welcher Weise die *inneren* Faktoren die Permeabilitätsverhältnisse verändern, weil diese Faktoren bisher kaum zu definieren sind. Wir wissen nur aus verschiedenen Untersuchungen, daß sie verändernd eingreifen, insofern als z. B. Zellen idiotypisch gleicher Konstitution *bei Gleichheit der äußeren Bedingungen*, aber *unter verschiedenen inneren Bedingungen* sich im Permeabilitätsverhalten unterscheiden: HÖFLER (1930) an verschiedenen „Zellsorten“ von *Gentiana Sturmiiana* (Coroll- und Stengelzellen, d. h. an verschiedenen Differenzierungsformen), MARKLUND (1936) an verschiedenen alten *Helodea*-Blattzellen, HOFMEISTER (1938) an *Ranunculus repens* zu verschiedenen Jahreszeiten u. a. m.

Einen Ansatz zur Analyse dieser Beziehungen finden wir in den Untersuchungen v. DELLINGSHAUSENS (1935, 1936, 1944) über Permeabilitätsdifferenzen an Zellen, die sich bei gleicher genomatischer Komponente im Zytoplasmaidiotyp unterscheiden (z. B. *Epilobium*-Zellen mit gleichem *hirsutum*-Genom im *hirsutum*- und im *luteum*-Plasma). Diese Experimentieranordnung bietet die Möglichkeit, die wenig faßbaren Variationen der inneren Bedingungen wie Differenzierungsform und -zustand, innere Rhythmik und dergleichen auszuschalten und die einzige Differenz der inneren Bedingungen im Faktor Zytoplasmon zu lokalisieren.

Der Nachteil dieser Versuchsanordnung ist freilich, daß wir nicht wissen, nach welcher Proportion phänotypische Permeabilitätsdifferenzen auf Plasmondifferenzen zurückzuführen sind (BOGEN 1942), und ob nicht allein schon Störungen im Zusammenspiel Plasmon-Genom irgendeine Permeabilitätsunterschiede hervorrufen können. Unsere Überlegungen, die allerdings von einer ganz anderen Fragestellung ausgehen als die Versuche v. DELLINGSHAUSENS, haben uns daher dazu geführt, gerade die „komplementäre“ Kombination zu verwenden, wie sie nämlich in diploiden und tetraploiden Zellen gegeben ist. Da die Permeabilitätserscheinungen das Zytoplasma zum Substrat haben, erschien es zweckmäßig, dieses Substrat unter möglichst gleichen oder doch wenigstens kontrollierbaren Bedingungen zu halten. Das ist aber bei polyploiden Zellen weitgehend gegeben: Sie sind im Zytoplasma-*Idiotyp* zwar nicht identisch, aber doch erheblich weniger voneinander unterscheidbar als Zellen verschiedener Sippen (z. B. *Epilobium hirsutum* und *luteum*); im Zytoplasma-*Phänotyp* wird die  $4n$ -Form durch Verdoppelung des gleichen Genoms vorwiegend *quantitativ* geändert. Die beiden Zellarten, deren plasmaphänotypische Verschiedenheit zumindest genetisch definiert und mithin in gewissen Grenzen abschätzbar ist, stehen ansonsten unter völlig gleichen inneren wie äußeren Bedingungen: Differenzierungsunterschiede (örtlich wie zeitlich) sind ebenso ausgeschaltet wie z. B. Phasenunterschiede in der inneren Rhythmik u. a. m., wenn man gleichaltrigen, nebeneinanderstehenden Pflanzen zu gleicher Zeit das gleiche Zellmaterial entnimmt.

Den Permeabilitätsuntersuchungen, die wir an diesem polyploiden Material vornahmen, lag also neben der genetischen Fragestellung eine physiologische zugrunde; es sollte geprüft werden, ob und gegebenenfalls in welcher Weise bereits eine Genomverdoppelung imstande ist, das Permeabilitätsverhalten und den physiologischen Zustand der (zyto-)plasmatischen Grenzschichten zu verändern. Des weiteren sollte entschieden werden, ob die Grenzschichten lediglich eine Niederschlagsmembran darstellen, oder ob sie etwa als Zellorganell in tetraploiden Zellen einer Dickenvergrößerung unterliegen.

Soweit unsere Versuchsergebnisse auf diese Fragen Bezug haben, seien sie im folgenden mitgeteilt und besprochen.

## B. Material und Methode.

Als *Versuchsobjekt* diente uns *Oenothera franciscana*, die in  $2n$ - und der vergleichbaren  $4n$ -Form seit 1941 am hiesigen Institut kultiviert wird<sup>1</sup>. Von

<sup>1</sup> Für die bereitwillige Überlassung des Materials möchten wir Herrn Prof. OEHLKERS auch an dieser Stelle aufrichtig danken.

diesen Pflanzen verwendeten wir die Zellen der unteren Stengelepidermis. Diese Zellen sind sehr regelmäßig geformt und für plasmometrische Untersuchungen hervorragend geeignet; der hohe Anthocyangehalt der Vakuole erleichtert zudem das Erkennen der Protoplaste erheblich, das Vorhandensein von Haarzellen das Wiederfinden der in längeren Zeiträumen zu beobachtenden Zellen. Es wurden Zellen aus dem 3. und 4. Internodium, von unten gerechnet, benutzt.

*Methode.* Zur Ermittlung der osmotischen Werte und der Permeationskonstanten bedienten wir uns der plasmometrischen Methode nach HÖFLER, in der von uns seit langem mit Erfolg benutzten Modifikation mit Rohrzucker-Vorplasmolyse (BOGEN 1938, 1940). Die Anfertigung geeigneter Schnitte in jeder gewünschten Dicke bereitet keine Schwierigkeiten, da sich die Epidermis mitsamt den darunterliegenden Zellschichten in langen Streifen abziehen läßt. Die Schnitte wurden nur in den ersten Versuchen vor Versuchsbeginn gewässert; später erwies es sich als völlig zureichend, wenn das Zellmaterial „im Verband“ gewässert wurde, d. h. der gesamte Stengel tauchte etwa 5 cm tief in Leitungswasser ein; nach 4–8 Stunden wurden die Versuchsschnitte aus dieser „Unterwasserregion“ angefertigt.

Ein Nachteil des sonst sehr günstigen Materials besteht in seiner hohen Plasmolyse- und Deplasmolyseempfindlichkeit. Länger dauernde Vorplasmolyse setzte die Widerstandsfähigkeit der Zellen so stark herab, daß diese mehrfach bereits während des Permeationsversuches abstarben. Als optimale Dauer der Vorplasmolyse erwies sich die Zeit von 40–55 Min. Diese Zeitspanne genügt zwar zur Erreichung perfekter Plasmolyse, jedoch nicht immer, um auch perfekte Rundung der Menisken, wenigstens bei den tetraploiden Zellen, zu erzielen (s. u.). Gleichwohl haben wir die Schnitte nach spätestens 55 Min. dauernder Vorplasmolyse in die isotonische Lösung des Deplasmolytikums übertragen; die alsbald erfolgende Volumzunahme der Protoplaste bewirkte in allen Fällen schon nach 5–10 Min. ideal gerundete Protoplaste.

Da der osmotische Wert des Zellsaftes bei etwa 0,25 mol (Rohrzucker) liegt, haben wir mit Lösungen von 0,667 mol gearbeitet; in Fällen, in denen die Schädlichkeit des permeierenden Stoffes die  $P'$ -Werte beeinflusste, sowie bei Stoffen mit zu geringer Wasserlöslichkeit (Dicyandiamid) haben wir die „Partialmethode“ in sinngemäßer Abwandlung verwendet: Nach Vorplasmolyse in 0,667 mol Rohrzucker (Korrektur nach URSPRUNG) wurden die Schnitte in eine kombinierte Lösung von 0,333 mol Rohrzucker + 0,333 mol des permeierenden Stoffes übertragen und in dieser Lösung die  $P'$ -Werte bestimmt. Die so gewonnenen Werte zeichnen sich durch besondere Gleichmäßigkeit aus gegenüber den „Totalversuchen“. Die Umrechnung auf das Gefälle der Totalversuche (0,667 mol) erfolgte nach der quadratischen Proportion; sie ergab durchaus befriedigende Übereinstimmung mit den Werten der Totalversuche.

Alle Lösungen wurden mit Freiburger Leitungswasser angesetzt. Um alle Schwankungen infolge zeitlicher Änderung der Versuchsbedingungen (Tageszeit, Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Transpiration usw.) möglichst auszuschalten, haben wir jeweils ganze Stengel der unmittelbar nebeneinander stehenden 2n- und 4n-Pflanzen gleichzeitig geschnitten, ins Laboratorium gebracht und in Wasser eingestellt; die Schnitte wurden ebenfalls gleichzeitig bzw. unmittelbar



nacheinander angefertigt und in die Lösungen übertragen; entsprechend wurden die Messungen der Protoplastenlängen durchgeführt, d. h. die  $2n$ -Werte sind gewissermaßen als die Kontrollwerte zu den  $4n$ -Ergebnissen zu betrachten.

Für orientierende vergleichende Viskositätsmessungen haben wir die Plasmolysezeitmethode (PZM) nach WEBER verwendet.

Die Untersuchungen wurden im Sommer 1948 durchgeführt.

### C. Versuchsergebnisse.

#### 1. Vorversuche.

a) Messungen über die Zellgrößen ergaben folgende Zahlen (Tabelle 1), d. h. die Zellvolumina der tetraploiden Zellen sind etwa doppelt so groß wie die der diploiden Zellen.

Tabelle 1.

	$2n:4n$	Zahl der Messungen
Zellängen . . . . .	1:1,28	311
Zellbreiten . . . . .	1:1,26	311
Zelloberflächen . . . . .	1:1,54	311
Protoplastenoberflächen (nach EHRENSBERGER 1948) .	1:1,53	472
Zellvolumina . . . . .	1:2,10	371

b) Die osmotischen Werte verhalten sich ( $2n:4n$ ) = 0,24:0,25 mol (60 Messungen). Die Differenz ist statistisch nicht gesichert, obgleich in 10 von den 12 Serien die  $4n$ -Werte ausnahmslos unter den  $2n$ -Werten lagen. Bei den

restlichen 2 Serien jedoch waren die  $4n$ -Werte höher; dadurch wurde der mittlere Fehler zu stark vergrößert.

c) Orientierende Feststellungen über die Plasmolysezeiten ergaben für die diploiden Zellen 30—40 Min., für die tetraploiden Zellen 50—90 Min., d. h. die tetraploiden Zellen benötigten bis zur perfekten Rundung der Menisken etwa das Doppelte an Zeit. Man darf daraus mit Vorbehalt schließen, daß das Plasma oder besser die äußeren plasmatischen Grenzschichten der Abrundung stärkeren Widerstand entgegensetzen und gegenüber den diploiden Zellen vermutlich eine höhere Viskosität aufweisen.

#### 2. Permeationskonstanten.

Tabellarisch zusammengestellt ergaben sich folgende relative Werte (=  $P'$ -Werte):

Tabelle 2.

Stoff	$P'(2n)$	$N_2$	$P'(4n)$	$N_4$	$t$	$2n \rightarrow 100$
Malonamid . . . . .	$0,038 \pm 0,004$	38	$0,023 \pm 0,002$	41	3,30	61
Dicyandiamid . . . . .	$0,084 \pm 0,012$	42	$0,112 \pm 0,013$	32	1,4	100
Glycerin . . . . .	$0,213 \pm 0,019$	24	$0,115 \pm 0,011$	20	3,11	73
Thioharnstoff . . . . .	$0,502 \pm 0,042$	65	$0,569 \pm 0,051$	52	0,73	100
Harnstoff . . . . .	$0,591 \pm 0,033$	88	$0,380 \pm 0,029$	80	3,98	64
Azetamid . . . . .	$3,39 \pm 0,35$	43	$6,27 \pm 0,77$	25	3,44	184

$N$  = Zahl der Einzelmessungen,  $t$  = Diff. in diff., die letzte Spalte drückt die  $P'$ -Werte der  $4n$ -Zellen in Prozenten der  $2n$ -Werte aus.

Im einzelnen ist folgendes anzumerken:

Die Malonamid-Werte (Präparat unbekannten Reinheitsgrades, vermutlich SCHUCHHARDT p. a.) sind sehr gleichmäßig; die Ausdehnung der Protoplaste erfolgte sehr regelmäßig. Es waren nirgends Systrophen festzustellen.

Für *Dicyandiamid* (Merck purum) wurden die  $P'$ -Werte wegen der geringen Löslichkeit im Partialversuch ermittelt. Es wirkte ziemlich stark schädigend; die Protoplaste waren sehr unregelmäßig geformt, in den  $2n$ -Zellen waren sie häufig in zahlreiche Einzelprotoplaste zerfallen. Die Werte sind in der Tabelle bereits auf das Gefälle der „Totalversuche“ (0,667 mol) umgerechnet. Die  $4n$ -Werte liegen etwas über denen der  $2n$ -Zellen, die Differenz ist jedoch nicht gesichert. Daher wurde in die letzte Spalte der Wert 100 eingetragen.

Im *Glycerin* (bidest.) verhielten sich die Zellen recht gleichmäßig; die Permeabilität der  $4n$ -Zellen ist herabgesetzt auf 73 % der  $2n$ -Zellen, die Differenz ist gesichert.

*Thioharnstoff* (Merck p. a.) wurde ebenfalls im Partialverfahren angewendet. Die Zellen zeigen starke Systrophe; in den diploiden Zellen ergaben sich große Streuungen, außerdem war das Plasma häufig sehr stark aufgequollen, so daß auf eine hohe Intrabilität geschlossen werden muß. Die Werte sind ebenfalls auf 0,667 mol Gefälle umgerechnet; sie zeigen keine gesicherte Differenz an.

Im *Harnstoff* (Merck p. a.) endlich traten ebenfalls große Streuungen auf. Deshalb wurde ein Teil der Bestimmungen nach dem Partialverfahren durchgeführt. Die hieraus erhaltenen Werte sind erheblich gleichmäßiger. Die festgestellte und statistisch gesicherte Differenz zwischen den diploiden und tetraploiden Zellen trat nicht in allen Versuchsserien zutage: In 3 von den 14 Serien waren die  $4n$ -Werte höher als die  $2n$ -Werte, sie scheinen mit den Serien in Zusammenhang zu stehen, bei denen ausnahmsweise der osmotische Wert der tetraploiden Zellen höher ist, doch ist dieser Befund nicht reproduzierbar. Vorerst möchten wir die starke Streuung der  $4n$ -Werte auf geringe Differenzen in den  $p_H$ -Werten des Zellsaftes zurückführen (BOGEN 1938, 1940, 1941; DRAWERT 1948a, b).

Für *Azetamid* (Merck p. a.) ergaben sich ungewöhnlich große Streuungen der  $P'$ -Werte; gleichwohl ist die Erhöhung der Permeabilität der  $4n$ -Zellen (auf 184 % der  $2n$ -Zellen) statistisch gesichert.

Wenn man die Permeabilitätsdifferenzen zwischen den beiden Rassen richtig beurteilen will, darf man jedoch nicht die relativen  $P'$ -Werte vergleichen, sondern nur die absoluten Permeationskonstanten  $P$ . Diese erhält man durch Einbeziehung der absoluten Volumina  $V$  und der absoluten Protoplastenoberflächen  $O$  nach der von COLLANDER und BÄRLUND (1933) und HÖFLER (1934) gegebenen Gleichung

$$P = \frac{V}{O} \cdot P' = \frac{\left(l - \frac{2}{3}r\right) \cdot r}{2l} \cdot P',$$

worin  $l$  die Protoplastenlängen und  $r$  die Radien bedeuten. Die Dimension von  $P$  ist  $\text{Mol} \cdot l \cdot t^{-1}$ .

Die Umrechnungsfaktoren sind dann nach Einsetzen der Werte  
 $P_{(2n)} = 26,6 \cdot P'_{(2n)}$  ( $\mu/\text{Stunde}$ ) bzw.  $26,6 \cdot 10^{-4} \cdot P'_{(2n)}$  ( $\text{cm}/\text{Stunde}$ )  
 und  
 $P_{(4n)} = 32,6 \cdot P'_{(4n)}$  ( $\mu/\text{Stunde}$ ) bzw.  $32,6 \cdot 10^{-4} \cdot P'_{(4n)}$  ( $\text{cm}/\text{Stunde}$ ).

Daraus errechnen sich folgende Permeationskonstanten:

Tabelle 3.

Stoff	$P(2n) \cdot 10^4$	$P(4n) \cdot 10^4$	$t$	$2n=100$
Malonamid . . . . .	$1,01 \pm 0,11$	$0,75 \pm 0,065$	2,03	(75-) 100
Dicyanidamid . . . . .	$2,23 \pm 0,31$	$3,76 \pm 0,44$	2,94	170
Glycerin . . . . .	$5,71 \pm 0,51$	$5,10 \pm 0,36$	0,96	(89-) 100
Thioharnstoff . . . . .	$13,4 \pm 1,1$	$19,1 \pm 1,7$	2,83	142
Harnstoff . . . . .	$15,7 \pm 0,88$	$12,4 \pm 0,95$	2,57	79
Azetamid . . . . .	$87,8 \pm 9,1$	$205 \pm 25$	4,44	234

An der Reihenfolge der einzelnen Permeationskonstanten wird durch die ausgeführte Umrechnung gegenüber den  $P'$ -Werten nichts geändert, hingegen ändert sich Grad bzw. Vorzeichen der Differenzen zwischen den beiden Rassen.

So werden z. B. Dicyandiamid und Thioharnstoff nach ihren relativen Permeationskonstanten in die tetraploiden Zellen nicht oder nur wenig schneller aufgenommen, nach ihren absoluten Permeationskonstanten dagegen erheblich schneller.

### 3. Permeabilitätsreihen.

Die Zusammenfassung der sechs absoluten  $P$ -Konstanten zu Permeabilitätsreihen sei in der gebräuchlichen Darstellungsweise im logarithmischen Maßstabe veranschaulicht (Abb. 1). Sie lassen die im vorhergehenden Abschnitt aufgezählten Differenzen klar erkennen. a) Malonamid, Glycerin und Harnstoff sind in den tetraploiden Zellen bei der Permeation geringfügig gehemmt, Dicyandiamid, Thioharnstoff und Azetamid dagegen deutlich gefördert. Hebt man unter diesen Stoffen die wenig lipidlöslichen (d. h. die in Olivenöl wenig löslichen) Stoffe durch unterbrochene Verbindungslinien gegen die stärker lipidlöslichen Stoffe ab (Verteilungskoeffizient Olivenöl/Wasser

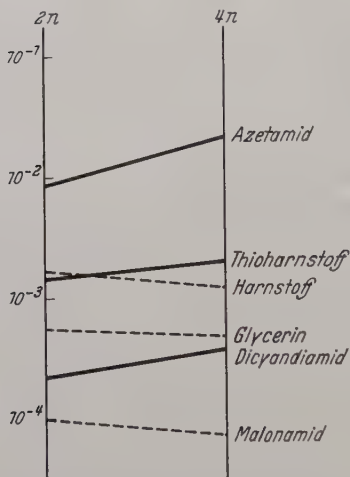


Abb. 1. Graphische Darstellung der absoluten Permeationskonstanten der di- und tetraploiden Zellen (logarithmischer Maßstab). Verbindungslinien der wenig lipidlöslichen Stoffe (Verteilungskoeffizient Olivenöl/Wasser  $< 0,4 \cdot 10^{-3}$ ) unterbrochen, die der stärker lipidlöslichen Stoffe ( $VK > 0,4 \cdot 10^{-3}$ ) ausgezogen.

ser  $> 0,4 \cdot 10^{-3}$ ), so wird ersichtlich, daß diejenigen Stoffe, deren Permeation in den  $4n$ -Zellen gehemmt ist, zugleich wenig lipidlöslich sind, die Stoffe mit geförderter Permeation dagegen stärker lipidlöslich. b) Aus der Überkreuzung der Harnstoff- mit der Thioharnstofflinie ergibt sich ferner eine klare qualitative Verschiedenheit der beiden Reihen.

## D. Besprechung der Ergebnisse.

### 1. Osmotischer Wert, Viskosität.

Unsere Befunde bestätigen trotz ungenügender statistischer Sicherung die BECKERSche Regel (1931 an Laubmoosen), wonach bei Genomvermehrung der osmotische Wert herabgesetzt wird. Auffällig ist indes, daß in unseren *Oenothera*-Pflanzen eine nur geringfügige Herabsetzung um etwa 4% erfolgte, während



andere Autoren meist von größeren Beträgen berichteten: von 9% bei *Rhoeo* (EHRENSBERGER 1948) bis zu 32% bei *Gerste* (GREIS 1940). Freilich fand EHRENSBERGER an *Epilobium luteum* ebenfalls nur eine 5%ige Verringerung; ferner ist zu bedenken, daß sich einige Objekte gerade entgegengesetzt verhalten (d. h.  $OW_{4n} > OW_{2n}$ ): GYÖRFFY (1941), LÖVE (1942), EHRENSBERGER (1948). Auch hierfür finden wir in unserem Zahlenmaterial Belege: Während in 10 der 12 Versuchsserien die normale Herabsetzung regelmäßig auftrat, hatten in 2 Serien die  $4n$ -Zellen durchweg *höhere* Werte. Es gelang bisher nicht, diese Abweichungen sicher zu reproduzieren; ihre möglichen physiologischen Ursachen können daher nicht besprochen werden. Da die Abweichungen jedoch zur Ermittlung des Durchschnittswertes sämtlicher Zellen herangezogen werden mußten, war es unvermeidlich, daß die Differenz der  $2n$ - und  $4n$ -Werte zu gering ausfiel und zugleich nicht mehr zu sichern war.

An den  $4n$ -Zellen wurden durchweg die größeren Plasmolysezeiten gemessen (50—90 gegen 30—40 Min.). Wir dürfen hieraus — trotz der bekannten Bedenken gegen die Stichhaltigkeit der PZM-Ergebnisse — schließen, daß das Plasma bzw. die äußeren Grenzschichten in den tetraploiden Zellen durch eine *relativ* höhere Viskosität ausgezeichnet sind.

## 2. Permeabilität.

Der Vergleich der beiden Permeabilitätsreihen für di- und tetraploide Zellen läßt eindeutig erkennen, daß die Permeabilitätsverhältnisse der beiden Objekte nicht die gleichen sind. Bereits eine Genomveränderung *quantitativer* Art vermag also den Phänotyp ein und desselben Plasmons so weit zu verändern, daß er auch Permeabilitätsdifferenzen zeigt. Dabei sind die beiden Permeabilitätsreihen deutlich *qualitativ* voneinander unterschieden, wie aus der Überkreuzung der Harnstoff- und Thioharnstofflinie hervorgeht. Die Permeabilität des Zytoplasmas ändert sich demnach grundlegend:

1. Bei wechselnder genetischer Konstitution, d. h. Plasmon und Genom (z. B. *Rhoeo* und *Gentiana*);
2. bei wechselndem Plasmon, aber *gleichem* Genom (V. DELLINGSHAUSEN 1935, 1936, 1940);
3. bei *gleichem* Plasmon und Genomverdoppelung (nach den vorliegenden Untersuchungen);
4. bei vollständig gleicher genetischer Konstitution mit wechselnder Differenzierung (Coroll- und Stengelzellen, verschiedene Altersstufen);
5. bei gleicher genetischer Konstitution unter dem Einfluß verschiedener unspezifischer äußerer und innerer Faktoren: Wasserversorgung (SCHMIDT 1938), Licht (WAHRY 1936),  $p_H$ -Wert (BOGEN 1938, 1940, 1941) u. a. m.

Dabei vermögen alle diese Faktoren die Permeabilitätsreihen durchgreifend umzugestalten, so daß allein aus einer zahlenmäßigen Permeabilitätsdifferenz niemals abgeleitet werden kann, welcher der aufgezählten Faktoren für die Differenz verantwortlich zu machen ist, daher denn die Permeabilitätsreihen auch nicht nur „spezifisch“ sind.

Da für unsere Untersuchungen der Fall 3 gegeben ist, soll versucht werden, die aufgetretenen Permeabilitätsunterschiede, die also dem Einfluß der Genomverdoppelung zuzuschreiben sind, physikalisch-chemisch näher zu

charakterisieren. Dabei können 4 Feststellungen getroffen werden (wir betrachten im folgenden immer die Permeationskonstanten der tetraploiden Zellen im Vergleich zu den diploiden).

1. Die Genomverdoppelung bewirkt weder eine durchgehende Permeabilitätserhöhung noch eine durchgehende Herabsetzung, sondern einige Stoffe werden langsamer oder gleich schnell, andere schneller aufgenommen. Dadurch wird die ganze Permeabilitätsreihe erheblich auseinandergezogen:

von 1,01 ... 97,8 ( $2n$ ) auf 0,75 ... 205 ( $4n$ ).

Man kann also nicht einfach sagen, daß etwa der Filtrationswiderstand durchweg erhöht oder erniedrigt würde.

2. Im einzelnen ergibt sich, daß 3 Stoffe in die  $4n$ -Zellen deutlich *schneller* aufgenommen werden: Dicyandiamid (um 70%), Thioharnstoff (um 42%) und Azetamid (um 134%). Die verbleibenden 3 Stoffe werden *langsamer* aufgenommen, doch ist die Differenz nicht groß genug, als daß sie einwandfrei gesichert werden könnte. Für Harnstoff liegt sie mit 21% gerade an der Grenze der statistischen Sicherung, für Glycerin und Malonamid unter dieser Grenze.

Eine Beziehung zur absoluten Permeationsgeschwindigkeit besteht dabei nicht. Betrachten wir die physikalischen Eigenschaften dieser Stoffe, so läßt sich keine Parallele zu ihrem Molvolumen bzw. ihrer Molekularrefraktion ( $R_{MD}$ ) auffinden: Harnstoff ( $R_{MD} = 13,67$ ) wird in der Permeation gehemmt, Azetamid (14,9) gefördert; Glycerin (20,6) schwach gehemmt, Dicyandiamid (20,7) und Thioharnstoff (20,9) gefördert, und schließlich Glycerin (22,9) gehemmt.

Dagegen läßt sich eine gewisse

Parallele zur Lipoidlöslichkeit aufzeigen, wenn man diese in den Verteilungskoeffizienten (VK) Olivenöl/Wasser ausdrückt (vgl. auch Abb. 1).

Diejenigen Stoffe, die die kleinsten Verteilungskoeffizienten aufweisen, die also praktisch lipoidunlöslich sind, werden bei der Aufnahme in die tetraploiden Zellen

geringfügig gehemmt, die stärker lipoidlöslichen dagegen deutlich gefördert.

Wenn es erlaubt wäre, den Anteil der „Porenpermeabilität“ gegen den Anteil der „Lipoidpermeabilität“ auszuspielen, so würde man sagen können, daß bei den Tetraploiden die „Porenpermeabilität“ verringert, die „Lipoidpermeabilität“ hingegen erhöht sei.

Wir glauben nicht, daß eine scharfe Trennung in dieser Form statthaft ist, halten uns vielmehr für berechtigt, nach anderweitigen, noch zu vervollständigenden Befunden für beide Bereiche grundsätzlich *gleiche* Mechanismen mit lediglich quantitativer Verschiedenheit anzunehmen. Der heuristische Wert dieser Trennung ist indes nicht von der Hand zu weisen, und so soll geprüft werden, inwieweit dem gleichzeitigen Auftreten von Hemmung der „Porenpermeabilität“ und Förderung der „Lipoidpermeabilität“ etwa physikalische Prinzipien unterlegt werden können.

Eine Hemmung der „Porenpermeabilität“, d. h. eine Erhöhung des Filtrationswiderstandes, ist unter anderem nach zweierlei Mechanismen möglich:

Tabelle 4.

Stoff	Verteilungskoeffizient (Olivenöl zu Wasser) · 10 <sup>3</sup>	Permeations- verhältnis $4n:2n$
Glycerin . . .	0,07	(0,89—) 1
Malonamid . . .	0,08	(0,75—) 1
Harnstoff . . .	0,15	0,79
Dicyandiamid .	0,5	1,7
Azetamid . . .	0,9	2,34
Thioharnstoff .	1,2	1,42

1. Die äußere Grenzschicht der tetraploiden Zelle ist bei unveränderter Dicke *dichter* gebaut: dichtere Packung der Filmpalisaden, dichteres mizellares bzw. molekulares Gefüge, oder erhöhte Aufladung und Hydratation (KESSLER und RUHLAND 1938). 2. Sie ist bei gleichbleibender Dichte *dicker*. In beiden Fällen würde zunächst eine *größere Viskosität* der Grenzschichten festzustellen sein. Hierfür sprechen auch die gemessenen höheren Plasmolysezeiten (S. 96). Auf die „Porenpermeabilität“ würden sich beide Faktoren in einer kräftigen Herabsetzung der Permeationsgeschwindigkeiten auswirken. Die einfachste Deutung, (die für Fall 2. zutreffen könnte) wäre dann, die äußere Grenzschicht als Zellorganell aufzufassen, das in den  $4n$ -Zellen ebenso eine Verstärkung erfährt wie z. B. das Zellvolumen eine Verdoppelung. Sie kann jedoch nicht zutreffen, denn sonst müßte die „Porenpermeabilität“ auf etwa 50% des  $2n$ -Wertes absinken; in Wirklichkeit erreicht sie maximal 21% [für Harnstoff, wobei von den quellungsfördernden Eigenschaften des Harnstoffs (BOGEN 1938, 1940) noch abgesehen werden müßte].

Wir halten daher die in 1. gegebene Möglichkeit für wahrscheinlicher: Die äußeren Grenzschichten der tetraploiden Zellen sind bei mindestens unveränderter Dicke *dichter* gebaut. Hier kann die Herabsetzung der „Porenpermeabilität“ niedrigere Werte als 50% annehmen.

Wie ist nun in einem solchen System die „Lipoidpermeabilität“ verändert, bzw. wie verhalten sich die *lipoidlöslichen* Stoffe? Wir gehen hierzu von der Tatsache aus, daß ganz allgemein in Grenzschichtsystemen die lipoidlöslichen Stoffe gegenüber den lipoidunlöslichen Stoffen bei der Permeation gefördert werden. Es ist nun anzunehmen und zu belegen (H. BOGEN, unveröffentlicht), daß diese Förderung sich um so stärker bemerkbar macht, je größer die Permeationswiderstände sind; mit anderen Worten, bei einer allgemeinen Permeabilitätsherabsetzung wird die „Lipoidpermeabilität“ *relativ weniger stark* betroffen als die „Porenpermeabilität“. Dem entspricht auch grundsätzlich das von uns festgestellte Verhalten, wobei den  $4n$ -Zellen die geringere Permeabilität zuzusprechen wäre. Bei quantitativer Betrachtung hatten wir jedoch gesehen, daß in den Tetraploiden die lipoidlöslichen Stoffe gegenüber den Diploiden nicht nur relativ zu den lipoidunlöslichen Stoffen gefördert waren, sondern sogar absolut; d. h. in der Polyploidstufe ist die Permeationsgeschwindigkeit der lipoidunlöslichen Stoffe geringer, die der lipoidlöslichen Stoffe größer geworden. Eine *absolute* Förderung der „Lipoidpermeabilität“ ist in einem dichter gebauten Grenzschichtsystem aber nicht zu erwarten, wenn wir eine unveränderte Dicke annehmen. Sie ist nur möglich, wenn die Dicke und damit die bei der Permeation zu passierende Strecke erhöhten Permeationswiderstandes geringer wird. Dann würden die lipoidunlöslichen Stoffe in ihrer Permeation noch immer geringfügig gehemmt, die lipoidlöslichen Stoffe hingegen gefördert sein.

Die hier diskutierte Grenzschichtveränderung dürfte sich im wesentlichen in der Proteinkomponente ereignen und als *Zustandsänderung* anzusprechen sein. Wollte man demgegenüber die aufgefundenen Permeabilitätsänderungen auf Differenzen der Lipidkomponente zurückführen, so würde man hierfür, angesichts der großen qualitativen Permeabilitätsunterschiede für die lipoidlöslichen Stoffe, *chemische* Differenzen annehmen müssen. Wir halten das



Auftreten bedeutsamer chemischer Differenzen in plasmonisch gleichen Zellen für wenig wahrscheinlich. Da solche zudem in ihren Auswirkungen auf die „Lipoidpermeabilität“ noch nahezu völlig unbekannt sind, sei auf sie einstweilen nicht weiter eingegangen (vgl. hierzu das unter 3. Gesagte).

Zusammenfassend ließe sich mithin sagen, daß die plasmatischen Grenzschichten unter dem Einfluß des doppelten Genoms eine Verdichtung bei gleichzeitiger Schichtdickenverminderung erfahren. Diese Vermutung — um mehr als eine solche kann es sich beim gegenwärtigen Stande der Untersuchungen nicht handeln — scheint uns einstweilen die am weitesten widerspruchsfreie zu sein und die wenigsten Hilfsannahmen zu erfordern.

In diesem Sinne lassen sich auch die Befunde EHRENSBERGER (1948) verstehen. EHRENSBERGER fand an tetraploiden *Rhoeo*-Pflanzen eine *relative* Herabsetzung der Permeationsgeschwindigkeit für Harnstoff, Glycerin und den (stärker lipoidlöslichen) Methylharnstoff (auf 83,69 und 74%). Da EHRENSBERGER jedoch keine Permeationskonstanten gemessen hat, sondern lediglich Mol/Zeit, ist eine Umrechnung dieser Relativwerte auf gleiche Oberflächen und Volumina erforderlich. Nach der o. a. Formel  $P = P' \cdot \frac{\text{Volumen}}{\text{Oberfläche}}$  ergibt sich  $P = P' \cdot \text{Länge}$ .

Die Protoplasten- bzw. Zellängen verhalten sich nach EHRENSBERGERS Angaben wie 1:1,21 so daß  $P_{4n}:P_{2n} = 1,21:1$ .

Daraus errechnen sich die Permeationsdifferenzen für Harnstoff zu 0%, Glycerin 17% und Methylharnstoff 10%. Das heißt, auch hier werden die lipoidunlöslichen Stoffe Glycerin und Harnstoff in ihrer Permeationsgeschwindigkeit herabgesetzt bzw. nicht verändert. Etwas abweichend verhält sich der Methylharnstoff insofern, als er trotz seiner relativ hohen Lipoidlöslichkeit ( $0,44 \cdot 10^{-3}$ , d. h. etwa gleich der des Dicyandiamids) ebenfalls in der Aufnahme gehemmt wird. Nach unseren Erfahrungen an *Oenothera* sollte er analog dem Dicyandiamid schneller in die tetraploiden Zellen aufgenommen werden. Es ist jedoch leicht möglich, daß der Grad der Lipoidlöslichkeit, von dem ab die Hemmung in eine Förderung umschlägt, bei *Rhoeo* höher liegt als bei *Oenothera*.

3. Es könnte, einer häufig geübten Praxis folgend, versucht werden, die Förderung der „Lipoidpermeabilität“ nicht auf Zustands-(Dichte-)Änderungen, sondern auf chemische Veränderungen der Grenzschichtbausteine zurückzuführen, nämlich auf eine Azidifizierung der Grenzschichtlipide (vgl. HÖFLER 1936). Nach dem „Prinzip der gruppengebundenen Löslichkeit“ sollen säurehaltige Lipide amidführende Verbindungen ganz erheblich schneller aufnehmen als amidfreie Stoffe; säurefreie Lipide dagegen lösen die Stoffe bei den Gruppen etwa gleich stark. In unseren Versuchen nehmen nun zwar die tetraploiden Zellen Azetamid, Thioharnstoff und Dicyandiamid erheblich schneller auf als die diploiden Zellen. Aber Harnstoff und Malonamid, die als amidführende Stoffe in COLLANDERS Modellversuchen (1933) 35- bzw. 14mal schneller vom ölsäurehaltigen Olivenöl aufgenommen wurden, dringen in die 4n-Zellen *langsamer* ein. Man kann also das 4n-Plasma nicht als das amidophilere ansprechen und ihm keine stärker sauren Grenzschichtlipide zuschreiben.

4. Es sei schließlich noch eine weitere Erklärungsmöglichkeit besprochen, die durch die letzten Befunde DRAWERTS (1948a, b) gegeben erscheint.

DRAWERT vertritt mit Recht die Ansicht, daß Stoffaufnahme und Permeationsgeschwindigkeit keineswegs gleichzusetzen seien. Vielmehr bestimme die Permeationsgeschwindigkeit, wenn sie überhaupt als begrenzender Faktor der Stoffaufnahme auftritt, lediglich die *Geschwindigkeit*, mit der das angestrebte Gleichgewicht erreicht wird; das Gleichgewicht selbst, d. h. die Menge des schließlich aufgenommenen Stoffes, werde im wesentlichen durch das Verteilungsverhältnis, den „Verteilungskoeffizienten“ Außenmedium/Zelle (Vacuole, Plasma, Membran) festgelegt.

Um dem von uns besprochenen Zusammenhange gerecht zu werden, mögen die Verhältnisse in Anlehnung an STERN (1933) wie folgt formuliert werden: Das erreichte Gleichgewicht muß in jedem Falle als chemisches bzw. thermodynamisches angesehen werden; das osmotische ist hiervon nur ein Sonderfall. Immer wenn innerhalb und außerhalb der Zelle nicht das gleiche chemische Potential vorliegt, kann es zur Ausbildung osmotischer Ungleichgewichte kommen. Der allgemeine Ausdruck dieser Beziehungen sind die DONNAN-Gleichgewichte. Diese sind immer dann zu veranschlagen, wenn der permeierende Stoff im Inneren irgendwelchen Veränderungen gegenüber seinem Zustand in der Außenlösung unterliegt, z. B. wenn Ionen adsorbiert werden oder assoziieren, Moleküle dissoziieren u. dgl. Dies hat DRAWERT für die basischen Farbstoffe überzeugend dargetan. Hier sind aber auch alle sonstigen Adsorptions- und Speicherungserscheinungen aufzuführen, die auf Nebenvalenzkräften (VAN DER WAALSSchen Kräften i. w. S.) beruhen.

In seiner neuesten Arbeit will DRAWERT schließlich den Kreis der Stoffe, für die eine Beteiligung von Speicherungsphänomenen in Frage kommt, auch auf basische (schwach dissoziierende) Nichtfarbstoffe wie z. B. Harnstoff ausgedehnt wissen. Daß diese Vermutung für manche Stoffe zutrifft, kann nicht bezweifelt werden (vgl. BAZIN 1947); wir halten jedoch den Nachweis, den DRAWERT führt, für nicht gelungen. Die Parallelität der Neutralrot-Färberversuche mit dem Verhalten des Harnstoffs ist zwar auffällig, beweist aber nicht, daß auch die *Voraussetzung* beider Versuchsabläufe die gleichen sind. Diese Voraussetzungen sind im Gegenteil sehr verschieden. Im Färberversuch erkennen wir nämlich die *Gesamtmenge* des aufgenommenen (gespeicherten) Stoffes unmittelbar aus der *Farbintensität* (und den Dissoziationszustand aus dem Farbton). Im Deplasmolyseversuch, wie wir ihn z. B. mit Harnstoff durchführen, messen wir dagegen ausschließlich die *osmotisch wirksame* Harnstoffmenge: nur diese vermag ja den osmotischen Wert des Zellsaftes zu erhöhen, Wasser in die Vakuole zu befördern und so die sichtbare Deplasmolyse herbeizuführen. Diese Menge kann aber durch Unterschiede in den Dissoziationsbedingungen nicht nennenswert variiert werden, denn die Dissoziationskonstante des Harnstoffs ist  $1,8 \cdot 10^{-14}$ , d. h. etwa gleich der des Wassers. Was an Harnstoff etwa außerdem noch gespeichert wird, bleibt unerfaßt, denn gespeicherter Stoff ist osmotisch unwirksam, gleich, ob die Speicherung als Adsorption durch Hauptvalenzkräfte oder als Bindung an die „lipophile“ oder „organophile“ Phase (im Sinne der Lipoidlöslichkeit), d. h. durch Nebenvalenzkräfte (BRIEGLEB 1937) vor sich geht. Jedesmal wird sie durch zwischenmolekulare Kräfte hervorgerufen und bewirkt eine mehr oder weniger vollständige Festlegung des betreffenden Moleküls. Dieses ist dann nicht mehr

frei beweglich und kann gemäß dem Gleichverteilungsgesetz keine osmotische Wirksamkeit entfalten. Die gleiche Argumentation haben wir übrigens bereits 1938 (S. 566) und 1940 (S. 100) geführt.

Solange daher detaillierte Aussagen nicht gemacht werden, wie für *ein und dasselbe Molekül* Speicherung in lipophilen Phasen mit osmotischer Wirksamkeit zu vereinbaren ist, müssen wir daran festhalten, daß plasmolytisch ermittelte Permeationskonstanten gerade und ausschließlich auf der Einstellung *osmotischer* Gleichgewichte beruhen, daß in ihnen also die Speicherkomponente definitionsgemäß gar nicht enthalten sein kann.

Die für unsere polyploiden Zellen ermittelten Permeationskonstanten können daher auch keinen Aufschluß geben, ob durch Genomverdoppelung etwa andere Speicherungs- oder Dissoziationsbedingungen geschaffen werden; die aufgefundenen Differenzen sind tatsächlich *Permeabilitätsdifferenzen*. — Übrigens ist die Argumentation DRAWERTS auch dann nicht anzuwenden, wenn man etwa annähme, der permeierende Stoff werde durch Speicherung aus dem osmotischen Gefälle entfernt. Dann könnte zwar dieses beständig auf seiner ursprünglichen Größe gehalten und eine zu hohe Permeationskonstante gemessen werden, doch würden dann z. B. bei einer Ansäuerung *alle* basischen Stoffe höhere Werte zeigen müssen, ganz analog dem eng verwandten Prinzip der gruppengebundenen Löslichkeit. In unseren Versuchen haben jedoch nur Azetamid, Dicyandiamid und Thioharnstoff höhere Werte, Malonamid aber den gleichen und Harnstoff einen niedrigeren Wert.

Zugleich mag darauf hingewiesen werden, daß damit unsere früher gegebene Deutung der Harnstoffpermeabilität voll aufrechterhalten werden muß, einschließlich der von DRAWERT besonders herangezogenen Versuche über die  $\text{NH}_3$ -Behandlung: Harnstoff kann die Permeabilität verändern in Abhängigkeit vom  $\text{p}_\text{H}$ -Wert des Zellsaftes<sup>1</sup>, wobei in der Regel der Erniedrigung des  $\text{p}_\text{H}$ -Wertes eine Permeabilitätserhöhung entspricht. Diese Deutung möchten wir auch den Befunden DRAWERTS geben, nach denen bei gleichem Außen- $\text{p}_\text{H}$ -Wert Harnstoff in die Zellen um so schneller aufgenommen wird, je saurer deren Zellsaft ist.

Abschließend läßt sich feststellen, daß die zwischen den di- und tetraploiden Rassen aufgefundenen Permeabilitätsunterschiede weder mit Differenzen in speichernden Phasen noch mit Aziditätsunterschieden der Grenzschichtlipide erklärt werden können. Sie sind vermutlich auf einen dichteren Bau der Grenzschicht bei den Tetraploiden zurückzuführen.

#### *Zusammenfassung.*

An Stengelepidermiszellen di- und tetraploider *Oenothera franciscana* wurden osmotische Werte, Plasmolysezeiten und Permeationskonstanten bestimmt. Der osmotische Wert der tetraploiden Zellen liegt unter dem der diploiden,

<sup>1</sup> Die von DRAWERT (1948a) monierte Formulierung „ $\text{p}_\text{H}$  der Zelle“ ist natürlich ein Versehen, das bedauerlicherweise in 2 Fällen in unserer Arbeit (1938) stehengeblieben ist. Das geht allein schon daraus hervor, daß wir an den entscheidenden Stellen dieser Arbeit ausdrücklich (unter Sperrdruck) vom  $\text{p}_\text{H}$  des Zellsaftes gesprochen (z. B. S. 565) und ebenso ausdrücklich zwischen Zellsaft- $\text{p}_\text{H}$  und Grenzschicht- $\text{p}_\text{H}$  unterschieden haben (S. 576). Es ist also nicht recht verständlich, wieso DRAWERT zu der irrümlichen Auffassung gelangen konnte, wir hätten eine Gleichsetzung von Zellsaft- $\text{p}_\text{H}$  und  $\text{p}_\text{H}$ -Wert der Grenzschichten „postuliert“ (DRAWERT 1948a), zumal wir 1940 S. 101 wiederholt haben, „daß die beiden  $\text{p}_\text{H}$ -Werte nicht gleich sein werden“. Auch meinen wir, daß man diese letztere Aussage nicht als einen „Rechtfertigungsversuch“ (DRAWERT 1948a) bezeichnen solle.



die Plasmolysezeiten sind hingegen erhöht. Die Permeabilitätsverhältnisse der beiden Rassen, soweit sie in Permeabilitätsreihen ausgedrückt werden können, zeigen quantitative und qualitative Unterschiede. Harnstoff, Glycerin und Malonamid werden in die tetraploiden Zellen etwas langsamer aufgenommen, Thioharnstoff, Dicyandiamid und Azetamid dagegen mit erhöhter Geschwindigkeit. Es wird vermutet, daß das abweichende Verhalten der Tetraploiden auf einer Verdichtung der Grenzschichten beruht. Die Befunde werden besprochen im Hinblick auf die Abhängigkeit der Permeabilitätsverhältnisse von spezifischen und unspezifischen Faktoren.

### Literatur.

- BAZIN, S.: Pénétration de quelques esters d'amino-alcools dans le suc vacuolaire de *Chara*. C. r. Soc. Biol. **141**, 224 (1947). — BECKER, G.: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen III. Osmotischer Wert heteroploider Pflanzen. Z. Vererbgslehre **60**, 17 (1931). — BOGEN, H. J.: Untersuchungen zu den spezifischen Permeabilitätsreihen HÖFLERS. II. Harnstoff und Glycerin. Planta (Berl.) **28**, 535 (1938). — Untersuchungen über den Quellungseffekt permeierender Anektrolyte. I. Ionenwirkung auf die Permeabilität von *Rhoeo discolor*. Z. Bot. **36**, 65 (1940). — Untersuchungen über den Quellungseffekt permeierender Anektrolyte. II. Ionenwirkung auf die Permeabilität von *Gentiana cruciata*. Planta (Berl.) **32**, 150 (1941). — Die Bedeutung der spezifischen Permeabilitätsreihen für Fragen der Plasma- und Entwicklungsphysiologie. Biol. Zbl. **62**, 511 (1942). — BRIEGLEB, G.: Zwischenmolekulare Kräfte und Molekülstruktur. Stuttgart 1937. — COLLANDER, R., u. H. BÄRLUND: Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla*. II. Die Permeabilität für Nichteletrolyte. Acta bot. fenn. **11** (1933). — DELLINGSHAUSEN, M. v.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Studien an *Epilobium* V. Permeabilitätsstudien an zwei genetisch verschiedenen Plasmen. Planta (Berl.) **23**, 604 (1935). — Entwicklungsgeschichtlich-genetische Studien an *Epilobium* VIII. Über vergleichende Viskositätsmessungen an zwei genetisch verschiedenen Plasmen. Planta (Berl.) **25**, 282 (1936). — Zellphysiologische Untersuchungen an Epilobien mit genetisch verschiedenen Plasmen. Planta (Berl.) **34**, 17 (1944). — DRAWERT, H.: Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle. IV. Der Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration des Zellsaftes und des Außenmediums auf die Harnstoffaufnahme. Planta (Berl.) **35**, 579 (1948). — Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle. V. Zur Theorie der Aufnahme basischer Stoffe. Z. Naturforsch. **3b**, 111 (1948). — EHRENSBERGER, R.: Osmotische Werte und Permeabilität der Zellen polyploider Reihen bei Blütenpflanzen. Z. Naturforsch. **3b**, 120 (1948). — GREIS, H.: Vergleichende physiologische Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Gersten. Züchter **12**, 62 (1940). — GYÖRFFY, B.: Untersuchungen über den osmotischen Wert polyploider Pflanzen. Planta (Berl.) **32**, 15 (1941). — HÖFLER, K.: Permeabilitätsstudien an Stengelzellen von *Majanthemum bifolium*. (Zur Kenntnis spezifischer Permeabilitätsreihen I.) Ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. I, **143**, 213 (1934). — Permeabilitätsunterschiede in verschiedenen Geweben einer Pflanze. Mikrochemie (Ö.) **224** (1936). — HÖFLER, K., u. K. STIEGLER: Permeabilitätsverteilung in verschiedenen Geweben der Pflanze. Ber. dtsh. bot. Ges. **39**, 157 (1930). — HOFMEISTER, L.: Verschiedene Permeabilitätsreihen bei einer und derselben Zellsorte von *Ranunculus repens*. Jb. Bot. **86**, 401 (1938). — HUBER, B.: Zur Theorie der spezifischen Permeabilitätsreihen. Protoplasma (D.) **37**, 439 (1943). — KESSLER, W., u. W. RUHLAND: Weitere Untersuchungen über die inneren Ursachen der Kälteresistenz. Planta (Berl.) **28**, 159 (1938). — LÖVE, A.: Physiological difference within a natural polyploid series. Hereditas (Schwd.) **28**, 504 (1942). — MARKLUND, G.: Vergleichende Permeabilitätsstudien an pflanzlichen Protoplasten. Acta bot. fenn. **18**, 1 (1936). — SCHMIDT, H.: Plasmazustand und Wasserhaushalt bei *Lamium maculatum*. Protoplasma (D.) **33**, 25 (1938). — STERN, K.: Pflanzen-Thermodynamik. Berlin 1933. — WAHRY, E.: Permeabilitätsstudien an *Hippuris*. Jb. Bot. **83**, 657 (1936).

Dr. HANS J. BOGEN, (20b) Göttingen, Botanische Anstalten.

Aus dem Zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich<sup>1</sup>.

# GENETISCHE, ENTWICKLUNGSPHYSIOLOGISCHE UND MORPHOGENETISCHE UNTERSUCHUNGEN AN DER MUTANTE „SPERMATHECA“ (SPT) VON DROSOPHILA MELANOGASTER.

Von

HANS GRABER.

Mit 14 Textabbildungen.

(Eingegangen am 19. Februar 1949.)

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einführung . . . . .	106
II. Genetische Untersuchungen . . . . .	107
1. Züchtung eines neuen Stammes <i>spt</i> . . . . .	107
2. Charakterisierung der Mutante <i>spt</i> . . . . .	108
3. Ein Faktor oder mehrere? . . . . .	109
4. Lokalisation . . . . .	109
5. Einfluß von Umweltfaktoren auf die Realisation des Genotypus . . . . .	111
6. Genische Modifikatoren . . . . .	113
III. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen . . . . .	114
1. Temperatursensible Phase . . . . .	114
2. Transplantationsexperimente . . . . .	118
IV. Morphogenese . . . . .	120
1. Vergleich der Entwicklung des Geschlechtsapparates der Mutante <i>spt</i> mit der der Wildform . . . . .	120
2. Die Morphogenese der getrennten <i>spt</i> -Spermatheken . . . . .	129
3. Diskussion . . . . .	131
4. Die Drehung, ein „Rechts-Links-Problem“ . . . . .	132
Zusammenfassung . . . . .	133
Literatur . . . . .	134

## I. Einführung.

Bei der Untersuchung eines *Drosophila melanogaster*-Stammes des Zoologisch-vergleichend anatomischen Institutes der Universität Zürich wurden von Prof. E. HADORN Veränderungen am Geschlechtsapparat von *jes lt/jes lt*-Weibchen beobachtet (S. 107). Im Normalfall des Wildstammes erheben sich auf dem Ovidukt-Uterus dorsal und symmetrisch zu dessen Sagittalebene zwei gestielte, pilzförmige Kapseln, die Spermatheken. Die Spermathekengänge münden getrennt voneinander in den Ovidukt-Uterus. Im mutierten Typus findet sich an ihrer Stelle ein unpaarer Ductus. Dieser kann distal in 2 oder 3 Äste aufgespalten oder unverzweigt sein. Im letzteren Falle trägt er dann nur eine, aber meist abnorm große Kapsel. Verzweigt er sich, so sind die aufsitzen den Kapseln in der Größe stark verschieden, einzelne sogar rudimentär.

<sup>1</sup> Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. HADORN, danke ich herzlich für die Überlassung des Arbeitsthemas und des Materials. Er hat mir durch sein andauerndes Interesse am Fortschreiten der Arbeit und die zahlreichen Ratschläge viel Anregung gegeben.

Es wurde festgestellt (HADORN und GRABER 1944), daß die Temperatur die Morphologie dieser Anhangsorgane modifiziert. Eine vorläufige Untersuchung ergab, daß die Mutation offenbar durch einen rezessiven Erbfaktor bedingt ist, den wir „spermatheca“ (Symbol *spt*) nannten.

Da die Mutation sich in verschiedenen Formen manifestiert, stellt sich zunächst die Frage, ob nur ein Gen oder mehrere diese Veränderungen bewirken. Weiter muß festgestellt werden, ob neben der Temperatur auch noch andere Umweltfaktoren den Phänotypus modifizieren.

Eine zweite Problemgruppe ist genphysiologischer Art. Es muß entschieden werden, in welchem Zeitpunkt der Entwicklung die Temperatur in die Reaktionskette vom Gen zum werdenden Merkmal eingreift. In diesen Zusammenhang gehört auch die Frage, ob die imaginale Spermathekenanlage in bezug auf das neue Merkmal sich nach Transplantation autonom oder durch einen neuen Wirtsgenotypus beeinflusbar entwickelt.

Die Morphogenese der veränderten Spermatheken stellt weitere Probleme. In welchem Entwicklungszeitpunkt weicht der *spt*-Phänotypus erstmals sichtbar vom Wildtyp ab? Zeigt die larvale Imaginalanlage schon Veränderungen, oder treten sie erst pupal bei der Ausdifferenzierung der einzelnen Organbereiche auf?

Schließlich sind unsere Untersuchungen an der Mutante *spt* von Interesse in bezug auf die Bedeutung der Spermatheken in den Verwandtschaftsbeziehungen und der Artbildung innerhalb der *Acalypterae*.

## II. Genetische Untersuchungen.

### 1. Züchtung eines neuen Stammes *spt*.

Die Mutation *spt* trat gekoppelt mit den Genen *fes* und *lt* in Erscheinung. Der neue Faktor liegt also im 2. Chromosom. Der *fes lt spt/Cy*-Stamm<sup>1</sup> ist aber in dieser Kombination für Untersuchungen von *spt* nicht günstig. Deshalb wurde versucht, einen Stamm zu züchten, der im 2. Chromosom *fes* und *lt* nicht mehr enthält. Da *spt* geschlechtsbegrenzt ist und sich zudem an einem inneren Organ manifestiert, der Phänotypus also erst nach Sektion der Tiere erkenntlich ist, konnten die angesetzten Kreuzungen nur an den Nachkommen der 2. oder 3. Generation auf ihre Richtigkeit geprüft werden. Unerwartete Schwierigkeiten brachten die entscheidenden Auskreuzungen, die zum gewünschten Stamm *spt* führen sollten. In der  $F_1$  von  $+ lt spt/+ + spt \times + lt spt/+ + spt$  fand sich unter sehr vielen Einzelpaarzuchten nur ein Paar der gewünschten Konstitution:  $+ + spt/+ + spt$ . Offenbar hatten Fliegen dieses Genotypus mit sehr wenigen Ausnahmen eine bedeutend geringere Vitalität als  $+ lt spt/+ + spt$ -Tiere. Der aus dem einen  $+ + spt/+ + spt$ -Paar gezüchtete Stamm weist dagegen eine fast normale Vitalität auf, ebenso ein nebenbei erhaltener „markierter“ *lt spt/lt spt*. Dagegen zeigte eine *lt spt/Cy*-Zucht in der  $F_1$  nie das erwartete Verhältnis:

$$\begin{array}{ccc} lt\ spt/Cy & : & lt\ spt/lt\ spt \\ 2 & : & 1 \end{array}$$

Die Homozygoten erscheinen in sehr geringer Zahl oder fallen ganz aus.

<sup>1</sup> *fes* = female steril 2; 5  $\pm$ : Sterilität des ♀ bewirkend; *lt* = light 2; 55,0  $\pm$ : Augenfarbe hell; *Cy* = Curly 2; 8,5  $\pm$ : aufgebogene Flügel, mit Inversionen in beiden Armen des Chromosoms, homozygot letal.



## 2. Charakterisierung der Mutante *spt*.

Die Männchen des *spt*-Stammes zeigen in ihrem Geschlechtsapparat keine Abweichungen vom Wildtyp. Die Auswirkung von *spt* scheint demnach *geschlechtsbegrenzt* zu sein. Die *spt/+*-Weibchen unterscheiden sich auch nicht vom Wildtyp. Semidominanz liegt offenbar nicht vor, *spt* ist also *rezessiv*.



Abb. 1. Spermatheken des *spt*-Stammes.

Homozygote *spt*-Fliegen haben einen unpaaren Spermathekengang mit 1, 2 oder 3 Kapseln (Abb. 1). In Wildstämmen sind die Spermatheken und ihre Gänge paarig (Abb. 2). Verschiedentlich wurden allerdings schon einzelne Fliegen mit 3 oder mehr Spermatheken gefunden (NONIDEZ 1920, STURTEVANT 1926, WEXELSEN 1928 und MATHER). In unserem neuen Stamm ist die



Abb. 2. Spermatheken des Wildstammes.

*Penetranz des geschilderten Merkmals 100%*. Nur in den extremen Zuchttemperaturen von 28,5° C und 18° C finden sich gelegentlich in einem gewissen Prozentsatz Individuen mit paarigen Spermathekengängen (Abb. 1, links oben). Wie spätere Untersuchungen zeigen, sind solche Fälle aber auf Grund ihres Entwicklungsganges nur als Konvergenzerscheinungen zum Wildtyp aufzufassen (S. 129).

Die Vermutung lag nahe, daß die paarigen *Parovarien* von dieser Mutation ebenfalls betroffen, d. h. unpaar angelegt würden. Sie sind aber im *spt*-Stamm ausnahmslos paarig wie beim Wildtyp. Wird der neue Stamm in 18° C gehalten, so treten zwar ab und zu Abnormitäten an diesen Anhangsdrüsen auf, nämlich Verknotungen des Drüsenganges. Weiter zeigte sich, daß das unpaare Receptaculum seminis in den Zuchttemperaturen von 18° C und 28,5° C in seltenen Fällen sich distal verzweigt, wie der unpaare Spermathekenductus der *spt*-Mutante. Ob diese gelegentlichen Modifikationen auch beim Wildgenotypus auftreten, wissen wir nicht. Die Beobachtungen sollen deshalb auch nicht weiter verwertet werden.

Die Imagines des neuen Stammes sind durchschnittlich kleiner als die des Wildstammes Zürich oder des markierten Stammes *lt spt*. Messungen an Puppen,

die als Larven unter gleichen Futterbedingungen gehalten worden waren, ergaben einen durchschnittlichen Längenunterschied zwischen „*lt spt*“ und „*spt*“ von 0,5 mm bei einer mittleren Länge von 3 mm der *lt spt*-Puppe. Dies kann aber nicht allein *spt* zugeschrieben werden, sonst müßten die *lt spt*-Tiere die Verkleinerung auch zeigen. Die Frage nach den Ursachen dieses Effektes muß offengelassen werden.

Entgegen der Erwartung konnten keine pleiotropen Wirkungen von *spt* am übrigen Geschlechtsapparat oder anderen Organsystemen nachgewiesen werden.

### 3. Ein Faktor oder mehrere?

Da jetzt ein Stamm von reinen *spt*-Tieren vorliegt, der eine Penetranz von 100% für das *spt*-Merkmal aufweist, kann untersucht werden, ob ein Gen allein die Abweichung vom Wildtyp bedingt. HADORN und GRABER (1944) haben zwar schon vom rezessiven Erbfaktor und seinem Locus (*spt*) gesprochen. Es war aber notwendig, diese einfache Annahme zu verifizieren.

Wenn wir untersuchen wollen, ob der *spt*-Effekt durch einen Faktor oder mehrere bedingt wird, müssen wir zunächst unterscheiden zwischen der wesentlichen Merkmalsänderung und ihren Modifikationen. Allen Trägern der Mutation ist gemeinsam, also wesentlich, der *unpaare* Spermathekenductus. Hat dieses Merkmal einen monohybriden Erbgang?

Weibchen des neuen Stammes wurden mit Wildtypmännchen aus dem Stamm Berlin ausgekreuzt. Eine Inter-se-Weiterzucht der  $F_1$  ergab in der  $F_2$ -Generation folgende Frequenz der Phänotypen:

<i>spt</i>	+
95	305

Das Ergebnis weist deutlich auf eine monohybride Spaltung hin (1:3).

Die plus-Phänotypen der  $F_2$  wurden zu Rückkreuzungen mit *spt/spt*-Tieren angesetzt. Es ergeben sich dabei folgende Möglichkeiten:

1.  $+/+ \times spt/spt$   $F_3$  : phänotypisch wild
2.  $+/spt \times spt/spt$   $F_3$  : Aufspaltung 1:1.

Ein 1:2-Verhältnis der Zuchten mit Wildphänotypen zu jenen mit Aufspaltung bestätigte die schon gewonnene Erkenntnis. Damit ist gezeigt, daß das bezeichnete Merkmal *spt* unifaktoriell bedingt ist. Nach unveröffentlichten Mitteilungen ist von MATHER ein Stamm mit mehreren Spermatheken gezüchtet worden. Dieses Merkmal scheint dort offenbar durch mehrere Faktoren bedingt zu sein. Es besteht also keine direkte Übereinstimmung mit unserem Stamm.

### 4. Lokalisation.

Der Faktor *spt* gehört in die gleiche Koppelungsgruppe wie *fes* und *lt*. Er liegt also im 2. Chromosom. Zu den Crossing-over-Kreuzungen wurden als Parentalgeneration Weibchen sowohl aus dem reinen *spt*-Stamm wie aus dem markierten *lt spt*-Stamm verwendet und Männchen mit einem dominanten Faktor des 2. Chromosoms. Als dominantes Markierungsgen eignete sich dazu am besten *Lobe*<sup>2</sup> (2; 72,0). Den *spt*-Faktor in eine neue Kombination mit rezessiven Genen einzukreuzen, erwies sich als zu umständlich, da 1. die *spt*-

Tabelle 1. *Mathematische Auswertung der Auszählergebnisse verschiedener Versuche zur Lokalisation des Faktors spt.*

Versuch	Anzahl	Austausch %	Mittel %	Wahr- schein- licher Fehler	Ab- weichung vom Mittel	Fehler- quadrat	$\sigma$	
$L^2-spt$	1	664	9,5	8,66	0,82	0,84	0,7056	1,08
	2	1169	8,5		0,58	0,16	0,0256	
	3	609	8,0		0,78	0,66	0,4356	
$lt-spt$	1'	255	6,2	6,2	1,06	0,0	0,000	0,283
	2	1169	6,0		0,48	0,2	0,04	
	3	609	6,4		0,69	0,2	0,04	

Männchen phänotypisch nicht kenntlich sind, 2. die Weibchen erst nach der Eiablage auf ihren Phänotypus untersucht werden können und 3. wieder mit einer geringeren Vitalität der reinerbigen *spt*-Fliegen gegenüber den heterozygoten gerechnet werden mußte.

Die Rückkreuzungen waren:

$$spt +/+ \times L \times spt/spt \quad \text{und} \quad lt\ spt +/+ \times L \times lt\ spt/lt\ spt.$$

Wie Tabelle 1 zeigt, wurden je ein Zweipunktversuch *spt-L*<sup>2</sup> und *lt-spt* (Versuche 1 und 1') und zwei Dreipunktversuche *lt-spt-L*<sup>2</sup> (Versuche 2 und 3) durchgeführt. Die von STERN (1933) geforderten Regeln für Crossing-over-Versuche wurden streng eingehalten. Im übrigen wurden die Austauschprozente durch die Produktmethode an Hand der IMMERSchen Tabellen ermittelt. Die Ergebnisse der beiden Versuchsgruppen — Zwei- und Dreipunkt — durften zusammengefaßt werden, da die Versuchsbedingungen vollständig die gleichen waren. Es ergab sich aus den Austauschwerten, daß *spt* zwischen *lt* und *L*<sup>2</sup> liegt. Die Zahlen zeigen innerhalb jeder Teilstreckengruppe eine recht gute Übereinstimmung. Die Forderung, daß  $\frac{2}{3}$  der Fehler absolut kleiner als die Dispersion  $\sigma$  sei, ist erfüllt und damit die Versuchsreihe einwandfrei. Wenn wir aber die erhaltenen Teilwerte *lt-spt* = 6,2 und *spt-L* = 8,6 addieren, so ist der Wert von 14,8 zu klein gegenüber dem Standardwert *lt* (55,0) — *L*<sup>2</sup> (72,0) = 17.

Auf der Standardchromosomenkarte wird *lt* als unmittelbar links von der Spindelfaseransatzstelle liegend mit dem gleichen Locus wie diese angegeben. Nun ist es eine bekannte Tatsache, daß in solchen Fällen die Austauschwerte herabgesetzt sind. So geht aus einer Arbeit von BEADLE (1932) hervor, daß bei Benützung eines Translokationsstammes III—IV die Crossing-over-Werte gegenüber jenen im Normalstamm herabgesetzt sind. BEADLE führt das auf die unmittelbare Nähe des Centromers im Translokationschromosom zurück. Auch LUDWIG (1935) weist auf die Tatsache hin, daß die Spindelfaseransatzstelle die Austauschwerte jener Strecken, die an einem ihr nahen Gen ansetzen, vermindert. Noch schärfer präzisiert wurden diese Erkenntnisse durch Untersuchungen MATHERS (1939), der feststellt, daß die Crossing-over-Häufigkeit in der Nähe des Centromers sowohl im Euchromatin wie im Heterochromatin vermindert ist. Aus diesen Hinweisen heraus muß der Locus *spt* von *L* aus berechnet und folglich mit  $63,3 \pm$  angegeben werden. Die vorläufige Angabe (HADORN 1948) 61,5 muß dahingehend verbessert werden.



### 5. Der Einfluß von Umweltfaktoren auf die Realisation des Genotypus.

a) *Temperatur als modifikatorischer Einfluß.* HADORN und GRABER (1944) hatten gezeigt, daß im Ausgangsstamm *fes lt spt/Cy* in einer Zuchttemperatur von 28° C vorwiegend Spermatheken mit 2 Kapseln (= Zweier) auftreten. Für 18° C sind typisch die Spermatheken, die 3 Kapseln tragen (= Dreier). In 25° C herrschen Formen vor, bei denen nur eine Kapsel auf dem unpaaren Ductus sitzt (= Einer), daneben erscheinen hoch gegabelte Zweier (Abb. 1). Es stellte sich nun die Frage, ob der *spt*-Faktor im veränderten Genotypus die gleichen Temperaturreaktionen noch zeige. Bei der Züchtung des neuen Stammes war nur auf das wesentliche Merkmal des unpaaren Ductus geachtet worden. In den vielfachen Auskreuzungen konnten durch die möglichen Crossing-overs doch Faktoren aus dem Genotypus abgespalten worden sein, die den Phänotypus *spt* mitbedingen. Der neue Stamm mußte also auf die Variabilität der Spermathekenformen geprüft werden. Diesmal wurde der Versuch mit größerem Material und etwas veränderten Zuchttemperaturen durchgeführt. Außerdem waren einige Typen anders einzureihen.

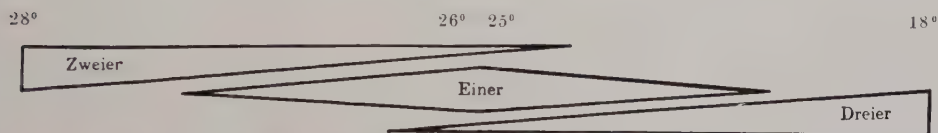










Abb. 3. Schema der Häufigkeitsverteilung für die 3 Haupttypen der Spermathekenmorphologie bei verschiedenen Zuchttemperaturen.

HADORN und GRABER (1944) hatten die Spermathekenerscheinungsform nach Dreiern, Einern, hoch und tief gegabelten Zweiern klassiert. Eine erste Ordnung der Klassen erfolgte nach Temperaturen. Innerhalb der bei hoher, mittlerer und tiefer Temperatur auftretenden Formtypen wurden die Klassen so geordnet, daß sich fließende Übergänge ergaben (Abb. 3).

Zwischen diesen Formen kommen alle Übergänge vor, die aber doch mit einiger Willkür eingereiht werden mußten. Aus der Erfahrung durch das viele Sezieren der Imagines konnten nun aber fragliche Formen ohne weiteres klassiert werden. So muß unterschieden werden zwischen hohen Zweiern mit zwei gleichen und solchen mit ausgeprägt ungleichen Kapseln. Jene gehören zu den wirklichen Zweiern, diese aber zum Dreiertypus. Übergangsformen, wie sie Abb. 4 erkennen lassen, führten zu dieser Auffassung. Diese Korrektur verkleinert die Streuung der Tabelle 1 aus HADORN und GRABER (1944) und bringt damit die Merkmalsabstufung im Zusammenhang mit der Temperatur deutlicher zum Ausdruck. Tabelle 2 bestätigt die schon veröffentlichten Untersuchungsergebnisse. Damit ist auch gezeigt, daß durch die teilweise Änderung des genotypischen Milieus *keine Merkmalsänderung* der ursprünglichen Mutation eingetreten ist. Weitergehende Schlüsse, wonach die Temperaturabhängigkeit allein durch den *spt*-Locus bedingt sei, dürfen aber, wie spätere Untersuchungen zeigen, daraus nicht gezogen werden.

Beachtung verdient noch die Feststellung von getrennten Formen bei 28,5° und 18°. Bei einzelnen Tieren ist die Trennung schon dadurch angedeutet, daß zwei Kanäle in gemeinsamer Scheide aus dem Ovidukt-Uterus treten. In

Tabelle 2. Häufigkeit der Spermathekenformen in den verschiedenen Zuchttemperaturen. Kapseln und Ausführungsgänge schematisiert. (Vgl. Abb. 1, S. 108.)

Zuchttemperatur Grad									Total
28,5	4	73	32	10					119
26			47	58	32				137
23,5			2	86	31	10			129
20,5				11	41	36			88
18					10	58	30	3	101

anderen Fällen ist die Trennung durch unmittelbare Nachbarschaft der Ausführungsgänge zweifelhaft. Diese Beobachtungen sollen in anderem Zusammenhang noch verwertet werden (S. 129).

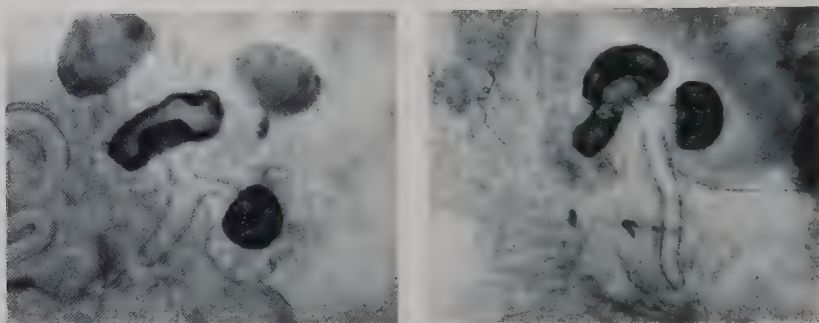


Abb. 4. Spermathekenformübergänge, die als Dreier eingereiht worden sind.

b) Weitere modifizierende Umweltfaktoren. Durch die Lokalisationsversuche wurde folgendes Problem aufgeworfen:

Für die Berechnung des Genlocus waren nur die Tiere ausgezählt worden, die während der ersten 6 Tage geschlüpft waren. Um beiläufig die Abnahme der Austauschwerte zu beobachten, wurden in einem der Versuche die später schlüpfenden doch gezählt. Gegen Ende der Auszählung erhöhte sich auffällig, entgegen jeder Erwartung, die Zahl der Austauschtiere. Die Zunahme betraf aber nur + *spt*-Phänotypen, während die ihnen entsprechenden Austauschklassen mit dem *spt*-Merkmal eine deutliche Verminderung aufwiesen. So verhielten sich *lt* ++ zu + *spt* *L* wie 3:1 statt 1:1. Ein ähnliches Mißverhältnis war bei näherer Prüfung auch zwischen den beiden Nichtaustauschklassen festzustellen, nur fiel die Vermehrung oder Verminderung um einen ähnlichen Betrag bei den größeren Zahlen nicht ins Gewicht. Nun waren die Spätgeschlüpften bedeutend kleiner. Das legte die Vermutung nahe, daß diese „Kümmerformen“ in einer gewissen Beziehung zu dem regelwidrigen Auszählergebnis standen. Da weiter im Temperaturversuch (Tabelle 2) vereinzelte Tiere mit getrennten Spermathekenhängen festgestellt worden waren, so rechtfertigte sich die Annahme, daß sich unter den + *spt*-Austauschtieren *spt*-Genotypen mit getrennten Gängen verborgen.

Es war offensichtlich, daß das Auftreten der Kümmerformen in kausalem Zusammenhang mit der Futtermenge stand. Nun wurden Larven, die für den *spt*-Locus homozygot waren, in wenig Futter aufgezogen. Es traten wieder Kümmerformen auf und damit auch häufiger getrennte Spermathekenhängen oder sehr tief verbundene. Je mehr Larven in immer gleich geringe Futtermengen eingesetzt wurden, desto mehr getrennte Formen waren zu finden. In der Zuchttemperatur von 28,5° C traten bei der größten Larvenzahl (200 je Schale) durchschnittlich 10% getrennte Formen auf, in 18° C 22%, in 25° C aber fast keine. Nun zeigen die 25°-Tiere ja überhaupt selten eine Aufspaltung des Ganges. Dies deutet darauf hin, daß der Mangel an gewissen Nährstoffen die durch die Temperatur

schon festgelegte Modifikation nicht mehr wesentlich zu beeinflussen vermag: Einer bleiben Einer, Zweier bleiben Zweier. Eine statistisch einwandfreie Korrelation zwischen der Zahl der Tiere mit getrennten Spermathekengängen und der Futtermenge, die zur Aufzucht verwendet wurde, war nicht nachzuweisen, wissen wir doch vorderhand gar nicht, welcher Art die Stoffwechseleinflüsse sind und welche Komponente des Futters hier ausschlaggebend ist. M. VOGT (1937) fand, daß verschiedene Futterbedingungen die Manifestierung der Mutation *Va* — *Venae abnormes* — bei *D. melanogaster* beeinflussen, vor allem Wassermangel, der seinerseits bedingt sein kann durch die Übervölkerung einer Kultur. Im Falle der *spt*-Zuchten lassen sich aber Stoffwechsel- und Temperaturmodifikation nicht klar trennen, wie die Tatsache zeigt, daß nur in den Extremtemperaturen getrennte Formen in nennenswerter Zahl erscheinen.

Wir können immerhin festhalten: *Die Futterzusammensetzung verändert die durch die Temperatur determinierte Modifikation.* In Kümmerzuchten finden sich prozentual mehr Tiere mit sehr tief gegabelten oder sogar getrennten Spermatheken als in Normalzuchten von 18° und 28° (Tabelle 2, S. 112). Mangelfutter führt also zu einer tieferen Ansetzung der Verzweigung des unpaaren Ductus. Die Futterzusammensetzung könnte sich in diesem Sinne auswirken, daß sie entscheidet, in welchem Zeitpunkt der Morphogenese die durch die Temperatur schon bestimmte Verzweigung des Spermathekenganges einsetzt. Erfolgt sie sehr früh, so hat das getrennte Kanäle zur Folge, wenn etwas später, tief vereinigte. Das würde auch erklären, warum in der Zuchttemperatur von 25° C sehr wenig getrennte Gänge zu finden sind: Nur die schon als Zweier oder Dreier bestimmten Spermathekengänge können zu getrennten werden, und das auch nur in einem bestimmten Prozentsatz. In 25° C sind aber Zweier oder Dreier nur in verschwindend kleiner Zahl vertreten. Es ist möglich oder sogar wahrscheinlich, daß die Temperaturen selbst die Futterzusammensetzung verändern, besonders die hohe Temperatur kann zu einem übermäßigen Wasserverlust führen.

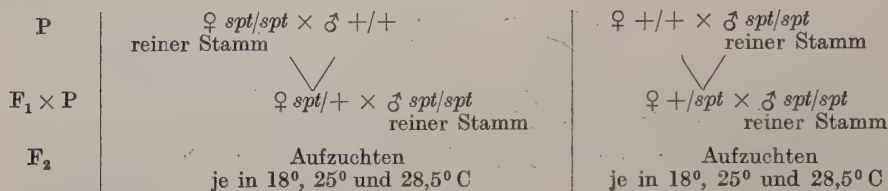
Diese Hypothesen setzen aber etwas Entscheidendes voraus: Tiere aus dem *spt*-Stamm mit getrennten Spermatheken sind nicht nur genotypisch, sondern auch entwicklungsgemäß *spt*-Tiere und keine Wildtypen. Merkmalsanalytische Tatsachen scheinen mir aber nicht genügend, um diese Annahme zu rechtfertigen. Ontogenetische Untersuchungen solcher Formen sind dazu nötig. Die Frage, ob die Kümmerformen normale Wildtypen oder echte Phänokopien des Wildtyps oder schließlich Konvergenzerscheinungen des Genotypus *spt* zum Wildtyp sind, muß damit später entschieden werden.

### 6. Genische Modifikatoren.

Für die Lokalisation des Faktors *spt* war es ohne Bedeutung, ob in den Zuchten Einer, Zweier oder Dreier auftraten; wesentlich für die Klassierung der Austausch- und Nichtaustauschtiere war nur der unpaare Spermathekenductus. Die Manifestationshäufigkeit jedes Typus wurde aber dennoch in jedem Lokalisationsversuch wieder geprüft. Dabei ergaben sich Unstimmigkeiten: Nachdem der neue Stamm mit *L<sup>2</sup>/Cy* ausgekreuzt und die *F<sub>1</sub>*-Weibchen mit *spt/spt*-Männchen gepaart worden waren, erwarteten wir in der *F<sub>2</sub>* vorwiegend Einer, wenige Zweier und gar keine Dreier, da die Zuchten in 25° C gehalten wurden. Die Sektionen ergaben aber teilweise ein anderes Bild. Einzelne Zuchten entsprachen der Erwartung, in anderen Zuchten des gleichen Versuches fanden sich Weibchen mit 3 Spermatheken neben solchen mit 1



oder 2. Die Temperaturen waren täglich geprüft worden. Die Ursache der Verschiedenheiten konnte also nur in den Auskreuzungen liegen. Der Genotypus des *spt*-Stammes war dabei natürlich teilweise durch den des Stammes *L<sup>2</sup>/Cy* ersetzt worden, das Gen *spt* fand sich in diesem Falle in einer neuen Kombination. Eine ähnlich veränderte Temperaturreaktion zeigten auch jene Stämme, die aus der Kreuzung *spt* × Wildstamm hervorgingen. In diesem Falle war *spt* in einen neuen Wildgenotypus eingekreuzt worden. Die Annahme war gegeben, daß im reinen *spt*-Zuchtstamm neben dem lokalisierten Gen *spt* noch andere *Erbfaktoren* mitwirkten und die Modifikationen des *spt*-Typus bedingten. Ob sie in den Chromosomen oder im Plasma liegen, mußte mit reziproken Auskreuzungen der nachfolgenden Versuchsanordnung geprüft werden:



### Ergebnisse und Deutung:

1. Die Nachkommen aus den reziproken Kreuzungen verhalten sich in bezug auf die Temperaturmodifikabilität gleich. Plasmatische Einflüsse sind also nicht anzunehmen.

2. In der F<sub>2</sub> zeigen die homozygoten *spt/spt*-Weibchen eine Aufspaltung in temperaturtypische *spt*-Formen und nicht typische, also modifizierte *spt*-Formen im Verhältnis 1:1. Da der Faktor rezessiv ist, spalten die heterozygoten Tiere nicht auf. Die für eine Zuchttemperatur nicht typischen *spt*-Formen sind immer Dreier; in 18° sind also die atypischen nicht von den typischen zu unterscheiden.

Als naheliegendste Annahme zur Erklärung dieses Verhältnisses ergibt sich, daß im reinen *spt*-Stamm *genische Modifikatoren* vorhanden sind. Über Zahl und Lokalisation läßt sich vorderhand noch nichts Bestimmtes aussagen.

TIMOFFÉEF-RESSOVSKY (1934) führt den Unterschied in der Penetranz des Merkmals *venae transversae incompletae (vti)* von *Dros. funebris*, eingekreuzt in verschiedene genotypische Milieu, auf verschiedene Kombinationen von Modifikationsgenen zurück. Auch M. VOGT (1937) konnte den Einfluß solcher Faktoren auf eine Mutationsmanifestierung nachweisen. Aus ihren Versuchen geht hervor, daß diese Gene nicht im gleichen Chromosom wie der Hauptfaktor liegen. Sie sind aber nicht lokalisiert worden. Auch GOLDSCHMIDTS (1938) Dominogene können als Modifikationsgene bezeichnet werden.

## III. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen.

### 1. Temperatursensible Periode.

Nach der Feststellung von eindeutigen, temperaturbedingten Unterschieden in der Spermathekenmorphologie war es gegeben, die entsprechende Determinationsphase zu bestimmen, d. h. die *temperatursensible Periode* der *spt*-Merkmale.

Aus 2-Stunden-Gelegen einer Massenzucht wurden je 60 frischgeschlüpfte Larven herausgelesen und in eine Zuchttemperatur von  $18 \pm 1^\circ \text{C}$  gebracht. Alle entwickelten sich unter gleichen Raum- und Futterbedingungen. Eine Schale blieb als Kontrolle während der ganzen Larven- und Puppenentwicklung in der Ausgangstemperatur, eine 2. wurde nach 24 Stunden in  $28 \pm 1^\circ \text{C}$  versetzt, eine 3. nach 2mal 24 Stunden, eine 4. nach 3mal 24 Stunden usw. Ganz junge Larven erwiesen sich als wenig widerstandsfähig gegen Temperaturänderung, bei älteren waren die Ausfälle gering. Nach dem Schlüpfen der Imagines wurden die Weibchen seziert. Tabelle 3 zeigt die Ergebnisse (vergleiche die Kontrolle auch mit Tabelle 2!).

Die Tiere der Versuchsserien 1—5 zeigen Zweierspermatheken, die typisch sind für die Zuchttemperatur von  $28,5^\circ \text{C}$  (Tabelle 2, S. 112). 5 Tage in  $18^\circ \text{C}$  genügen also nicht, um Dreier zu determinieren. Erfolgte der Wechsel erst am 6. Tage oder später, so wurden die Spermatheken als Dreier entwickelt, wie wenn sie nur unter dem Einfluß von  $18^\circ \text{C}$  gestanden hätten. In einer Zuchttemperatur von  $18^\circ \text{C}$  ist folglich nach dem 6. Tag der Larvenentwicklung, also vor der Pupariumbildung (P) die Morphologie der Spermatheken durch die Temperatur determiniert.

Da bei höherer Temperatur die Entwicklung rascher vor sich geht, muß die sensible Phase dementsprechend auch früher einsetzen. Die reziproken Versuche bestätigten dies (Tabelle 4). Die Larvenentwicklung wurde in  $28 \pm 1^\circ \text{C}$  begonnen und nach einer Dauer von einem bis mehreren Tagen in  $18^\circ \text{C}$  fortgesetzt und beendet. In der Tabelle 4 fällt auf, daß die Serien 1—3 und 4—5 sich in der Merkmalsausbildung der Spermatheken unterscheiden. Die letzten 2 Serien, die also nach dem 4. Tag der Larvenentwicklung umgesetzt wurden, zeigen mehr Übereinstimmung mit der Kontrollserie (K) als die vorangehenden. In der Serie 4 zeigt zwar nur ungefähr die Hälfte der untersuchten Tiere den Wechsel gegenüber den Serien 1—3, die vorwiegend Dreier aufweisen. Bei der anderen Hälfte der untersuchten Tiere müßte also die Determination zum Zweier nach dem 4. Tag, also nach der für diese Temperatur normalen Pupariumbildung erfolgt sein, zeigen sie doch die Merkmale von  $18^\circ \text{C}$ , nämlich

Tabelle 3. Wechsel der Zuchttemperatur und seine Auswirkung auf die Spermathekenmorphologie.

----- in  $28,5^\circ$ , ————— in  $18^\circ \text{C}$ . P Puparisierung; Z Zweierspermatheke; E Einer; D Dreier; K Kontrolle.

Versuchs- serie	Tage der Larven- und Puppenentwicklungszeit															Spermatheken		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Z	E	D
1	—	—	—	—	P	—	—	—	—							7		
2	—	—	—	—	P	—	—	—	—							12		
3	—	—	—	—	P	—	—	—	—							12	3	
4	—	—	—	—	P	—	—	—	—							15	2	
5	—	—	—	—	P	—	—	—	—							43		
6	—	—	—	—		P	—	—	—							4		14
7	—	—	—	—		P	—	—	—							2		17
8	—	—	—	—		P	—	—	—								3	27

Tabelle 4. *Spermathekenmorphologie von Fliegen, die während der Entwicklung aus 28,5° in 18° C umgesetzt worden sind.* (Abkürzungen wie in Tabelle 3.)

Versuchs- serie	Tage der Larven- und Puppenentwicklungszeit															Spermatheken		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Z	E	D
1.	----	-----				P	-----									2	2	19
2	-----	-----				P	-----									5		32
3	-----	-----			P	-----										2	1	33
4	-----	-----		P	-----											8	5	11
5	-----	-----		P	-----											24		
6	-----	-----	P	-----							K					29	1	

Dreierspermatheken. Wie erklärt sich dieser Widerspruch zu den Ergebnissen der Tabelle 3? Die Maximaltemperatur von 28—29° C führt zu einer Streuung in der Entwicklungsdauer, indem die Larven früher Stadien häufig von einer Entwicklungsverlangsamung betroffen werden. Solche Tiere erreichten die sensible Periode später und verpuppten sich auch später. Die Tiere mit Dreiern der Serie 4 sind 2 Tage später seziiert worden als die übrigen der gleichen Serie, da sie im Zeitpunkt der ordentlichen Kontrolle noch gar nicht geschlüpft waren.

Die Ergebnisse dieser Versuchsgruppe lassen daher doch den Schluß zu, daß *die temperatursensible Phase vor der Verpuppung abgeschlossen ist.*

18° C und 28,5° C sind keine optimalen Zuchttemperaturen. Da sie aber ganz eindeutige Unterschiede in der Ausbildung der Spermatheken zur Folge haben, wurden sie für die ersten 2 Versuchsgruppen gewählt. Läßt sich nun die temperatursensible Phase auch in der Standardtemperatur von 25° C ermitteln? In 25° C entstehen wohl vorwiegend Einer, aber es gibt daneben Übergänge zu den Zweiern wie zu den Dreiern (Tabelle 2, S. 112). Diese Variationsbreite würde aller Voraussicht nach die Bestimmung der sensiblen Phase erschweren. Der Versuch wurde dennoch durchgeführt und dabei die Larvenentwicklungszeit in Stunden statt wie bisher in Tagen angegeben.

Wenn wir in der Tabelle 5 in jeder Versuchsserie die Höchstzahl herausheben, so erkennen wir, daß die Spermathekenmorphologie der Transferzuchten von 84 Stunden an sich nicht mehr wesentlich von jener der Kontrollzuchten

Tabelle 5. *Auswirkung des Temperaturwechsels in verschiedenen Zeitpunkten der Larvenentwicklung (Stunden nach Schlüpfen).*

Z Zweier; E Einer; D Dreier.

Auf- enthalt in 25° Stunden nach Schlüpfen	Versetzt in 18°			In 25° geblieben			Versetzt in 29°		
	Z	E	D	Z	E	D	Z	E	D
2	—	—	10	2	11	2	10	2	—
60	—	2	16	5	9	5	15	2	1
72	1	—	14	3	8	4	24	6	—
84	5	26	10	4	10	3	7	22	2
90	9	50	3	5	16	1	10	53	1



Tabelle 6. *Entwicklungsperioden der Larve und der Puppe bis zur Imago und Ende der temperatursensiblen Phase (♀).*

P Puparisierung; S Schlüpfen der Imago.

Temperatur Grad	Tage														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
18							○ P								S
25				○ P					S						
28—29			○ P					S							

unterscheidet. Besonders gut ist die Übereinstimmung bei 90 Stunden. In der Standardtemperatur von 25° C ist die temperatursensible Phase der Spermathekenentwicklung vor der Puparisierung bei 84—90 Stunden des Larvenstadiums beendet.

Damit werden die Ergebnisse der ersten 2 Versuchsgruppen (Tabelle 3 und 4) bestätigt und wir können sie im Zusammenhang mit den entsprechenden Entwicklungszeiten zusammenstellen (Tabelle 6).

Die bisherigen Versuche geben uns auch einigen Aufschluß über die *Dauer der sensiblen Phase*. Näher kommen wir der Lösung dieses Problems aber erst durch eine veränderte Versuchsanordnung. Nach den Erfahrungen der ersten Experimente wurde wieder die Ausgangstemperatur von 18° C gewählt. Sie ist zweckmäßiger als 25° C und 28,5° C. Einmal sind keine Ausfälle durch Schlechtwerden des Futters festzustellen wie bei der letzteren, weiter kommen die Ergebnisse klarer zum Ausdruck als bei 25° C. Die Versuchsanordnung war damit folgende: Gleichaltrige Geschwisterlarven wurden in 18° C aufgezogen, dann je nach Serie nach 4, 5 oder 6 Tagen während verschieden langer Zeit in 28,5° C gehalten und darauf wieder in 18° C zurückgestellt, wo sie ihre Entwicklung nach unterschiedlicher Dauer beendigten. Tabelle 7 zeigt zusammenfassend die Resultate. Die Zahlen bestätigen und erweitern die schon erhobenen Befunde. Ist der Transfer mit dem 5. Tage abgeschlossen, oder erfolgt er erst nach dem 6. Tage, so bilden sich die Spermatheken so aus, wie

Tabelle 7. *Zeitpunkt und Dauer der temperatursensiblen Phase der Spermathekenentwicklung (eingerahmt).*

— in 18°, - - - - - in 28,5° C. (Gleiche Abkürzungen wie in den Tabellen 3—6.)

Versuchsserie	Tage der Larven- und Puppenentwicklungszeit															Spermatheken		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Z	E	D
1																2	1	23
2																	2	24
3																20	2	
4																30	3	
5																42	1	
6																29	14	
7																2	1	29
8																2		27

sie typisch sind für 18° C, d. h. als Dreier. Die Temperatur des 6. Tages allein determiniert somit die Ausbildung der Spermatheken. Innerhalb 24 Stunden wird darüber entschieden, ob 1, 2 oder 3 Kapseln gebildet werden.

Unsere Untersuchungen haben folgendes ergeben:

1. Die Entwicklung der Spermatheken weist in jeder Zuchttemperatur eine *temperatursensible Phase* auf, deren Abschluß mit der Gesamtentwicklungszeit korreliert ist.

2. Die sensible Phase beginnt in 18° C mit dem 6. Tag, dauert in maximaler Temperatur ungefähr 24 Stunden *und schließt immer im Verlauf der 2. Hälfte des 3. Larvenstadiums ab*, also vor der Pupariumbildung.

3. Eine zweite *temperatursensible Periode* ist für die Spermatheken nicht festzustellen.

Mit diesen Zeitangaben sind sicher nicht absolut Anfang und Ende der *temperatursensiblen Periode* bestimmt. Wir müssen uns wohl vorstellen, daß die *Temperatursensibilität* allmählich einsetzt, zu einem Maximum anschwillt und langsam ausklingt. Wir haben mit unserer Untersuchung in erster Linie den empfindlichen Teil der *Determinationsperiode* erfaßt. Entsprechend der Auffassung GOLDSCHMIDTS (1938) ist anzunehmen, daß die „Wirkung nur dann beginnt, wenn ein spezifisches Substrat vorliegt“. Auf unser Problem übertragen würde das heißen, daß nur ein ganz bestimmter Stoff im Reaktionsablauf der Spermathekenbildung auf Temperatureinfluß antwortet. Die *Determinationsphase* der Spermathekenformen fällt in die Zeit der Larvenentwicklung, in der gegenüber der Embryonal- oder auch der Puppenentwicklung morphologisch keine so bedeutenden Veränderungen, außer dem Wachstum, festzustellen sind. Die Genitalimaginalscheibe wird frühlarval angelegt. Sie zeigt bis zur Puparisierung keine Organdifferenzierungen. Von HADORN und GLOOR (1946) wurde im 3. Larvenstadium lediglich ein Anlageplan der „Differenzierungstendenzen“ festgestellt. *Determinationsphase und eigentliche Differenzierungsphase fallen also nicht zusammen*. Die erstere ist durch keine unmittelbaren morphologischen Veränderungen gekennzeichnet.

*Temperatursensible Perioden* sind bei *Drosophila* in vielen Fällen festgestellt worden, unter anderem auch bei der Mutation *vestigial* (*vg*). In neuester Zeit hat M. VOGT (1946) für die Bildung von doppelten Antennen und Palpen eine *temperatursensible Periode* in der 2. Hälfte des 3. Larvenstadiums festgestellt, für die Mutanten *aristapedia* (*ss<sup>a</sup>*) und *proboscipedia* (*pb*) eine solche, die bis zur Pupariumbildung reicht. Zu einem überraschenden Resultat kommt M. VOGT bei der Untersuchung der Mutante *Venae abnormes* (*Va*). Neben einer ersten *temperatursensiblen Periode* im Larvenstadium wird noch eine zweite im Puppenstadium beobachtet, in der *Va* durch die Temperatur in entgegengesetzter Richtung beeinflusst wird.

## 2. Transplantationsexperimente.

Eine weitere Möglichkeit, Näheres über die Reaktionskette vom Gen zum Merkmal zu erfahren, ist durch die Methode der Transplantation gegeben. Von vornherein ist diese Möglichkeit aber beschränkt durch die oft festgestellte Tatsache, daß Organanlagen in ihrer Entwicklung autonom sind. Der Wirkungsbereich des Gens ist in diesem Falle die merkmalsbildende Zelle selbst.

Es galt nun für unser Problem festzustellen, ob sich die Spermathekenanlage der Mutante *spt* autonom verhält, oder ob sie sich durch ein anderes Wirtsmilieu — in unserem Falle natürlich des Wildstammes — umstimmen läßt. Die Spermathekenanlage der Larve ist ein Teil der Genitalimaginalscheibe (Abb. 5). Alle Genitalorgane, mit Ausnahme der Keimdrüsen, gehen aus diesem imaginalen Zellkomplex hervor (vgl. HADORN und GLOOR 1946). Ebenfalls mit Hilfe von Transplantationen gelang es HADORN und GLOOR, jenen Bezirk der Imaginalscheibe abzugrenzen, aus dem in der Puppe das Spermathekenprimordium herauswächst. Im Zeitraum der temperatursensiblen Phase und bis über die Puparisierung hinaus ist dieser Bezirk äußerlich nicht von den übrigen Organanlagen zu unterscheiden. Wie später Schnittbilder durch die Genitalscheibe zeigen werden (S. 121), sind im Moment der Puparisierung keine Formverschiedenheiten zwischen den Anlagen bei *spt* und der Wildform und auch keine wesentlichen relativen Größenunterschiede festzustellen. Letzteres allerdings war nicht eindeutig zu bestimmen, da die Tiere des *spt*-Stammes kleiner sind.

Die Transplantationen wurden nach der allgemein üblichen Methode von EPHRUSSI und BEADLE (1935) durchgeführt. Einzelheiten können deshalb hier übergangen werden. Die Versuche mußten in 2 Serien durchgeführt werden. Eine erste umfaßte Transplantationen, bei denen Wirt und Spender in der sensiblen Phase oder schon darüber hinaus waren, was einem Larvenalter von  $140 \pm 4$  Stunden bei  $18^{\circ}$  entspricht. In diesem Falle wurden die Versuchstiere in  $18^{\circ}$  aufgezogen und nach der Operation in  $25^{\circ}$  gehalten. Die Ausgangstemperatur von  $18^{\circ}$  wurde darum verwendet, weil so möglichst auffällige Formen, nämlich Dreier, zu erwarten waren.

Die Sterblichkeit durch die Transplantationsversuche betrug 40%. In den geschlüpften Imagines fand ich das Transplantat in 84% aller Fälle. Die Tabelle 8 zeigt die Ergebnisse der Sektionen. Aus a) läßt sich eindeutig der Schluß ziehen, daß sich die *spt*-Imaginalscheibe gegen Ende des 3. Larvenstadiums durch ein anderes Wirtsmilieu nicht umstimmen läßt. Die reziproken Versuche (Tabelle 8, b) dienten als Kontrollexperimente. Hier erscheint bei den  $+/+$ -Implantaten eines mit 3 Kapseln\*, wovon zwei auf einem Ductus, die Gänge aber weit getrennt. Dieses Ergebnis ist sicher auf eine Verletzung der Imaginalscheibe bei der Transplantation zurückzuführen, treten doch solche Regulationsleistungen auch bei Übertragung von  $+/+$  in andere Stämme auf.

In einer 2. Serie standen Wirt und Implantatsspender im Moment des Versuches vor der sensiblen Phase. Das Larvenalter war jetzt  $116 \pm 4$  Stunden,

Tabelle 8. Verhalten der Genitalscheibentransplantate und des Wirtes bei Wechsel der Zuchttemperatur nach der Transplantation.

Serie	Untersuchte Objekte	2 Spt	1 Spt	3 Spt	Getrennt
a)	<i>spt</i>				
	↓				
	$+/+$ -Wirt	—	—	—	25
b)	$+/+$ -Implantate	—	—	—	18*
	↓				
	<i>spt</i>	15	—	3	—



Tabelle 9. *Transplantation ohne Wechsel der Zuchttemperaturen (18°) in einem früheren Entwicklungsstadium.*

Serie	Untersuchte Objekte	2 Spt	1 Spt	3 Spt	Getrennt
a) <i>spt</i> ↓ +	<i>spt/spt</i> -Implantate	3	14	—	2
	+/+ -Wirt	—	—	—	21
b) + ↓ <i>spt</i>	+/+ -Implantate	—	—	—	16**
	<i>spt/spt</i> -Wirt	5	4	4	3

wieder bezogen auf eine Zuchttemperatur von 18° C. Aus den oben geäußerten Gründen mußten die operierten Larven in 18° C übertragen werden. Jetzt betrug die Sterblichkeit nur noch 5%. Umgekehrt aber war das Implantat in 65% der geschlüpften Imagines nicht mehr zu finden oder nur noch als degeneriertes, bräunliches, strukturloses Gebilde. Dies geht wohl nicht auf Operationsfehler zurück, sondern deutet darauf hin, daß die transplantierte Genitalimaginalscheibe in diesem frühen Zeitpunkt leicht in der Entwicklung gestört wird. Die Ergebnisse finden sich in der Tabelle 9. In der Gruppe a) besteht keine zahlenmäßige Übereinstimmung zwischen Implantaten und Wirten. Zwei Implantate waren ohne Spermatheken. Das ist auf eine operativ bedingte Schädigung zurückzuführen. Die 2 Fälle von getrennten Gängen in a) gehören nicht dem Wildtyp an, sondern sind als Kümmerformen (S. 129) aufzufassen. Ebenfalls als Kümmerformen sind in den reziproken Versuchen b) die 3 Wirtstiere mit getrennten Spermatheken — 1 davon mit 3 Kapseln — zu deuten.

Auch in dieser Serie (Tabelle 9, b) finden sich unter den Wildimplantaten 2 Fälle mit 3 Spermatheken\*\*, wovon 2 vereint und 1 frei. Durch Untersuchung ihrer Morphogenese könnten sie sofort klassiert werden. Wir dürfen sie, wie den Ausnahmefall der ersten Serie (Tabelle 8, b), als Regulationsleistungen des Wildtyps bezeichnen. Im übrigen sind auch hier die Ergebnisse eindeutig: Die *spt*-determinierte Genitalimaginalscheibe, die vor der sensiblen Phase transplantiert wurde, verhält sich im anderen Wirtsmilieu herkunftsgemäß. Alle Transplantationsexperimente zeigen also die *Autonomie der „spt-Reaktion“*.

#### IV. Morphogenese.

##### 1. Ein Vergleich der Entwicklung des Geschlechtsapparates bei der Mutante *spt* und bei der Wildform.

Alle inneren und äußeren Genitalien gehen mit Ausnahme der Keimdrüsen aus der Genitalimaginalscheibe hervor (DOBZHANSKY 1930; HADORN und GLOOR 1946). Diese bildet sich während des 1. Larvenstadiums aus dem Ektoderm und löst sich später von der Hypodermis ab. Ihre Entwicklung ist von NEWBY (1942) an einer Mutante von *Drosophila virilis* untersucht worden. Sie stimmt mit derjenigen von *Drosophila melanogaster* mit Ausnahme der Entwicklungszeiten überein. Für die vorliegende Arbeit war nur die Weiterentwicklung der Genitalscheibe in der Puppe von Bedeutung, da erst in diesem Stadium die verschiedenen Organe des Genitalapparates, wie Uterus, Vagina und Ovidukte sich daraus differenzieren. Wie schon bei der Charakterisierung der Mutante *spt*

ausgeführt wurde (S. 108), zeigen unter den Anhangsorganen des Uterus nur die Spermatheken Unterschiede gegenüber dem Wildstamm. Eine Gegenüberstellung der beiden Typen hinsichtlich ihrer Entwicklung war gegeben. Die Morphogenese des männlichen Geschlechtsapparates wurde nicht untersucht, da ja das Phän geschlechtsbegrenzt, d. h. nur im ♀ wirkt.

a) *Methode.* Es wurden Massenzuchten angelegt, deren Eier sich in 24–25° C entwickelten. Um die Abweichung von der allgemeinen Entwicklung infolge individueller Variation der Entwicklungszeit möglichst auszugleichen, wurden keine Einzelpaarzuchten gehalten. Je 20 weibliche Larven, die ungefähr gleichzeitig das Ende des 3. Larvenstadiums erreicht hatten, wurden in Schalen mit wenig Futter umgesetzt und ihre Verpuppung abgewartet. Als Puparisierungsbeginn wurde der Zeitpunkt des Ausstülpens der Vorderstigmen festgehalten. Damit setzen in der Vorpuppe die wichtigen Umwandlungen ein, die erst zur eigentlichen Verpuppung führen. Der Vorgang der Puparisierung kann überaus leicht durch Druck gestört werden. Entweder ziehen dann einzelne Tiere die Stigmen wieder ein und kriechen ins Futter zurück oder es kommt zu einer unvollständigen Verpuppung mit nachfolgendem baldigem Absterben. Um dies zu verhindern, wurde der Zeitpunkt der Puparisierung auf einer Marke vermerkt und diese neben die Vorpuppe ins Futter gesteckt. Damit war jede Störung vermieden. Nun konnten die Puppen in Abständen von je 2 Stunden mit einem Zeitfehler von höchstens  $\pm \frac{1}{2}$  Stunde in Bouin fixiert und nach 12–20 Stunden aus dem Puparium herausseziert werden. Alle nachfolgend vermerkten Zeiten sind also vom Moment der Stigmenausstülpung gemessen worden, und zwar bei einer Zuchttemperatur von  $25 \pm \frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ .

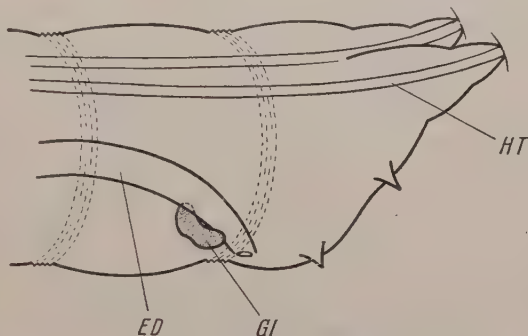


Abb. 5. Lage der Genitalimaginalscheibe (GI) im Larvenkörper. ED Enddarm, HT Haupttrachee.

Zur Untersuchung erwiesen sich Querschnitte am geeignetsten. Längsschnitte wurden nur gelegentlich verwertet. Die Färbung mit Hämalaun und nachfolgender Gegenfärbung mit Chromotrop ergab die klarsten Schnittbilder.

b) *Übereinstimmende Entwicklungsphase bei spt und Wildstamm.* Im Zeitpunkt der Verpuppung der Larve ist die Genitalimaginalscheibe von *Drosophila melanogaster* ein hantelförmiger Körper, dessen Lage in der Larve durch die Abb. 5 veranschaulicht wird. Die Form seines Hohlraumes entspricht der Oberflächenkontur der Scheibe (Abb. 6, links). Median ragt die dorsale Wandung keilartig ins Lumen hinein, kopfwärts aber abflachend. Bindegewebe<sup>1</sup> (Abb. 6; B) ist zu diesem Zeitpunkt nur ventral entwickelt und unterscheidet sich kaum von der Imaginalscheibe.

4 Stunden. Bis zu diesem Zeitpunkt zeigt sich in beiden Stämmen äußerlich keine Veränderung an der Genitalimaginalscheibe. Nun beginnt sich ihr Dach beidseits des medianen Einschnittes zu verdicken. Das Lumen weitet sich.

6 Stunden. Die ventrale Wandung der Scheibe ist dünner geworden und hat sich kaudal an die Hypodermis gelegt, um mit ihr zu verschmelzen. An der Berührungsfläche werden Hypodermis und ventrale Genitalwandung durch

<sup>1</sup> Einschließlich Muskelgewebe. In diesem Gewebe breiten sich später auch die Tracheen und Nerven aus, doch können diese Differenzierungen an Hand meiner Präparate nicht analysiert werden.

Auseinanderweichen der Zellen von der Medianen aus immer dünner. Damit entsteht hier die Genitalöffnung. Bindegewebe wächst jetzt auch dorsal um die Genitalscheibe.

8 Stunden. In der dorsalen Wandung bilden sich nach außen paarige Anschwellungen. Es sind die Primordien der Parovarien. Median und unpaar erscheint vor der Parovarienanlage, d. h. kopfwärts, eine weitere Zone vermehrten Wachstums, die sich ebenfalls dorsal auswölbt (Abb. 6, rechts). Aus ihr bilden sich die *Spermatheken*.

Bis zu diesem Zeitpunkt finden wir bei der Mutante *spt* und beim Wildtyp eine vollkommen übereinstimmende Entwicklung der Anhangsorgane: Die *Spermatheken* entwickeln sich aus einer unpaaren medianen Anlage, während die

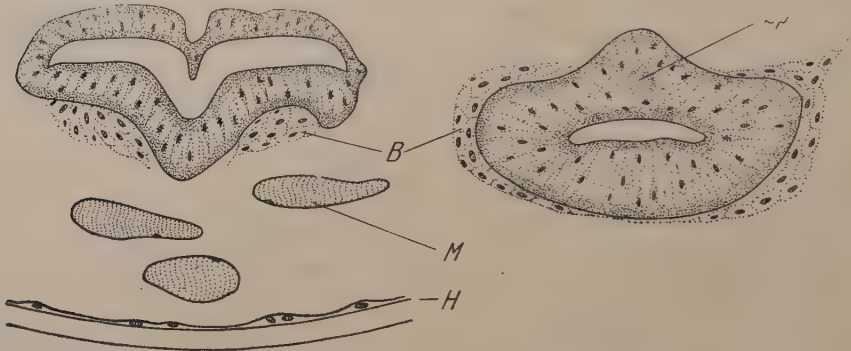


Abb. 6. Querschnitte durch Genitalimaginalscheiben in der Puppe. Phase der übereinstimmenden Entwicklung beim *spt*-Typus links (0 Stunden) und beim Wildtyp rechts (8 Stunden). *B* Bindegewebe; *M* Muskeln; *H* Hypodermis; *Sp* sich abzeichnendes Primordium der Spermatheken. Vergrößerung etwa 310 ×.

Primordien der Parovarien paarig angelegt sind. Von 10 Stunden an entwickeln sich die Spermatheken in den beiden Stämmen verschieden.

#### c) Mutante *spt*.

10 Stunden. Das Spermathekenprimordium wölbt sich dorsal in Form einer Knospe noch stärker vor. In ihm entsteht ein Lumen, das dann an der Stelle seiner größten Ausweitung mit dem Lumen der ganzen Genitalscheibe in Verbindung tritt. Ventral und median, wo die vordere Uterustasche entsteht, wird die Zellwandung dicker. Schmale Zellen liegen, anscheinend ohne regelmäßige geometrische Anordnung, dachziegelartig an- und übereinander.

12 Stunden. Das Spermathekenprimordium hebt sich durch eine Einschnürung deutlich von der übrigen Genitalanlage ab (Abb. 8a, *Sp*)<sup>1</sup>. Kopfwärts wächst es zapfenartig vor, ist aber noch in der ganzen Längsausdehnung ventral mit dem Oviduktprimordium verbunden. Das Bindegewebe ist besonders stark auf den beiden Seiten entwickelt.

14 Stunden. Kopfwärts wächst das Primordium aus der Genitalanlage heraus. In einigen Fällen beginnt es sich am distalen Ende, wo es frei ins Körperlumen ragt, in der Querachse zu verbreitern (Abb. 8b, *Sp*). Damit setzt also

<sup>1</sup> In den Abb. 8 und 9 haben wir nebeneinander den morphogenetischen Entwicklungszustand gleicher Altersstadien für die *spt*-Mutante (links a—d) und die Wildform (rechts a'—d') dargestellt.



die seitliche Aufspaltung des Spermathekenganges hier ein. Sie ist nur bei wenigen 14stündigen Objekten zu finden. Aus diesen Primordien würden Zweier oder Dreier entstehen. Bei den Einerspermatheken tritt keine Aufspaltung auf. Unter der Einwirkung von besonderen Umweltfaktoren kann die Aufspaltung schon in einem Zeitpunkt einsetzen, da das Primordium noch wenig entwickelt ist (S. 112 und 129).

*16 Stunden.* Das vertikale Wachstum der ganzen Genitalanlage nimmt noch zu. Sie liegt in diesem Stadium bei allen Schnittobjekten in einer ventralen, seitlich gepreßten Aussackung des Puppenkörpers. Die Zellkerne sind kleiner geworden. Das seitlich anliegende Bindegewebe steht hier beidseits

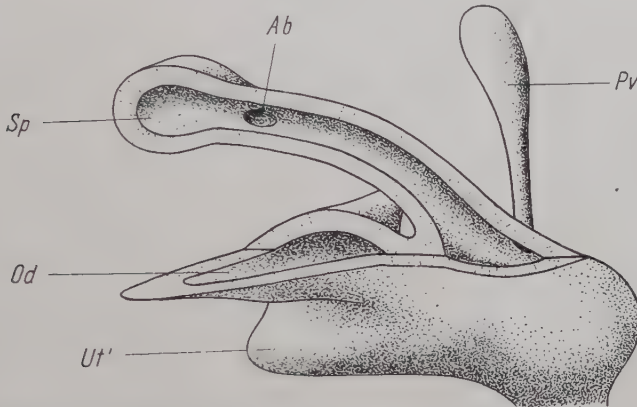


Abb. 7. Rekonstruktion des *spt*-Genitalapparates während der Entwicklung in der Puppe (28 Stunden). Oberteil durch Horizontal- und Vertikalschnitt geöffnet. *Sp* Spermatheken-, *Od* Ovidukt-, *Pv* Parovarienprimordien; *Ut'* vordere Uterustasche; *Ab* distale Verzweigung.

nur auf kurzem Bereich mit der Genitalanlage in Verbindung. An dieser Stelle ist keine feste Abgrenzung zwischen den beiden Geweben zu beobachten. Ob es sich um die Eintrittsstelle der Tracheen handelt, kann nicht entschieden werden.

*18 Stunden.* Der frei ins Körperlumen ragende Teil des Spermathekenprimordiums ist bereits größer als das mit dem Ovidukt verbundene Stück, ja er überragt kopfwärts die übrigen Teile der Genitalanlage. Seitlich und vorwärts wachsen die beiden paarigen Oviduktprimordien heraus (Abb. 8c, *Od*). Ventral bildet sich die Uterustasche als Blindsackgang, der nur noch an seiner Mündung mit dem Uterus zusammenhängt.

*20 Stunden.* Wo sich eine Verbreiterung des Spermathekenductus angedeutet hat, kommt es auch zur Aufspaltung seines Lumens in Seitenkanäle.

*22 Stunden.* Die Spermathekengänge liegen immer, und zwar vom Beginn der Aufteilung an, in der Frontalebene, also *neben- und nie übereinander*.

*24 Stunden.* Ob die auf einigen Schnitten sichtbare dünnhäutige sagittale Scheidewand in der vorderen Uterustasche (Abb. 9a, *Ut'*) nur ein Fixierungsartefakt ist, kann nicht festgestellt werden. Sie verschwindet später wieder.

*26 Stunden.* Die beiden paarigen Ovidukte sind länger geworden. Das unpaare Stück des Oviduktes ist aber noch sehr kurz oder überhaupt nicht feststellbar.

28 Stunden. In seltenen Fällen können durch die Aufteilung des Spermathekenlumens distal 3 Kanäle entstanden sein (Abb. 7, *Ab*), die sich aber immer

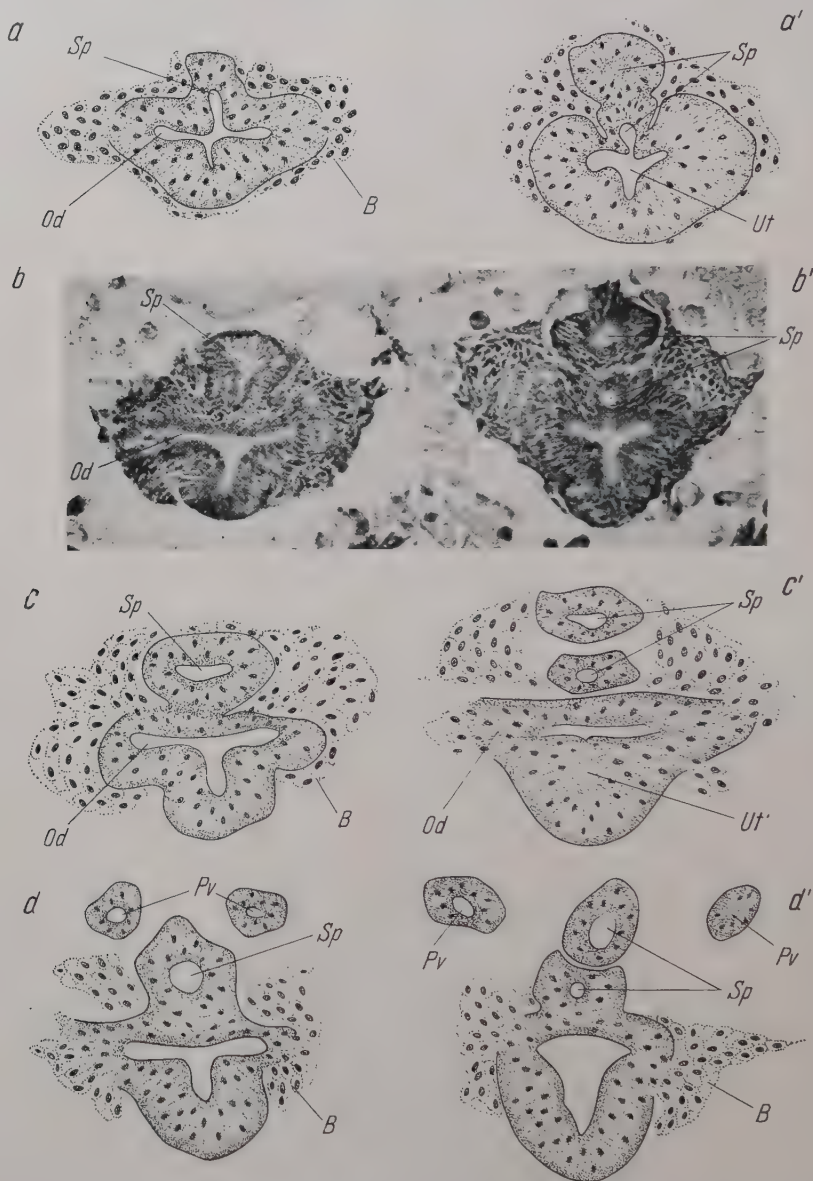


Abb. 8 a–d. Querschnitte durch Genitalimaginalscheiben während der Entwicklung in der Puppe: a a' bei 12 Stunden, b b' bei 14 Stunden, c c' bei 18 Stunden, d d' bei 22 Stunden. Links Mutante *spt*, rechts Wildtyp. Abbildung b b' Photo. Vergrößerung in allen Abbildungen etwa 310 ×. *Sp* Spermatheken, *Od* Ovidukt, *Ut* Uterus, *Pv* Parovarienprimordien; *Re* Primordium des ventralen Receptaculum; *Ut'* vordere Uterustasche.

zu einem Gang vereinigen. Es ist das Bild des Dreiers, wie es in 25° Zuchttemperatur auch auftreten kann (Abb. 9a, *Sp* und Tabelle 2).

32 Stunden. Der Querschnitt durch die unpaare Spermathekenmündung zeigt unter der Eintrittsstelle des Ganges ein ungeteiltes Lumen, den Uterus

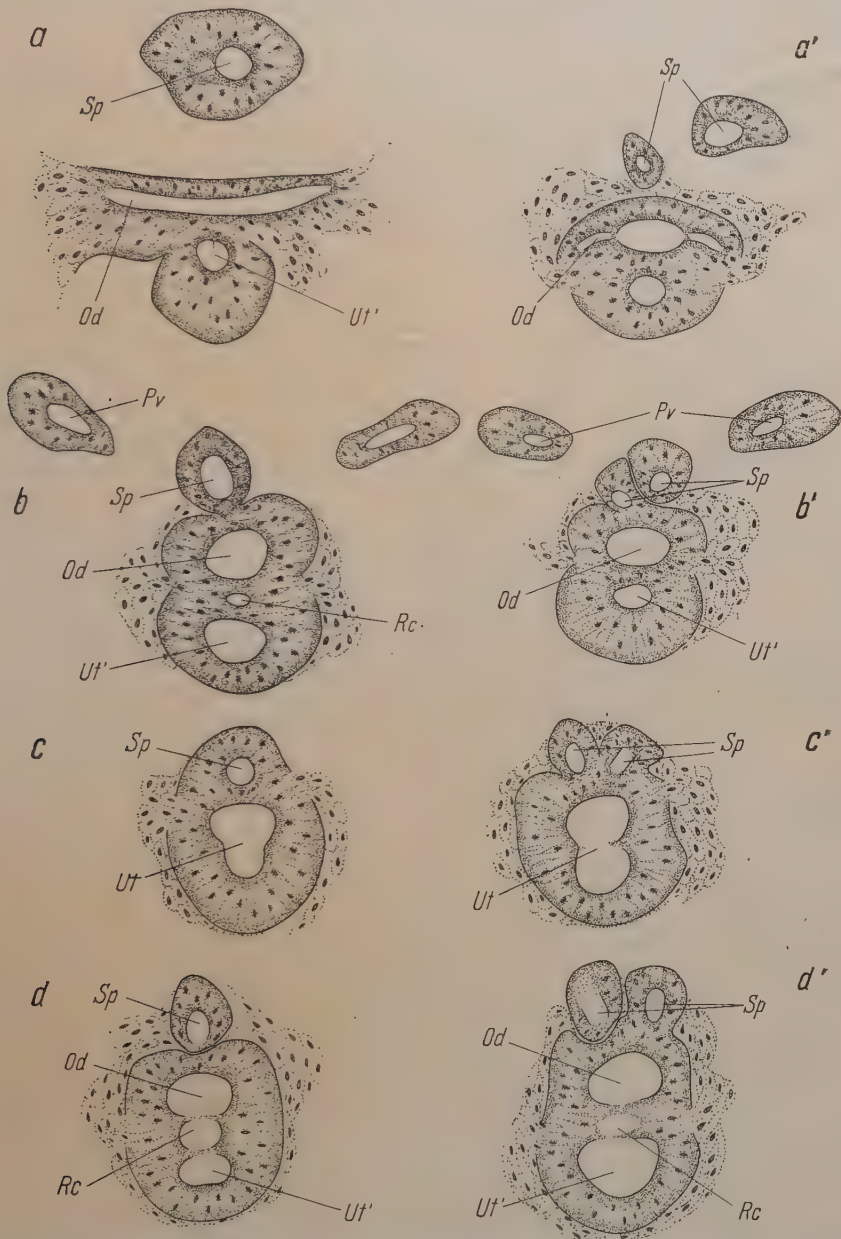


Abb. 9 a–d. Querschnitte durch Genitalimaginalscheiben. a a' bei 28 Stunden, b b' bei 32 Stunden, c c' bei 36 Stunden, d bei 38 und d' bei 40 Stunden. Links Mutante *spt*, rechte Wildtyp. Vergrößerung in allen Abbildungen etwa 310 ×. Bezeichnungen wie in Abb. 8.

(Abb. 9c *Ut*). Unmittelbar vor dieser Mündungsstelle liegen 3 Höhlungen übereinander (Abb. 9b). Die obere bildet den späteren unpaaren Ovidukt



(Abb. 9b, *Od*). Die mittlere erstreckt sich über eine Länge von etwa  $30\mu$  kopfwärts, während die unterste schon vorher als blinder Gang endigt. Der mittlere Gang wird Mündungskanal des ventralen Receptaculum.

36 Stunden. Die Wandung der Spermathekenkanäle wird dünner. Ihr distales Ende wird kopfig. Die paarigen Ovidukte erreichen die Ovarien.

40 Stunden. Das Längenwachstum der Spermatheken hat sich stark verlangsamt. Die Wandung des zukünftigen ventralen Receptaculum weist eine starke Zellenvermehrung auf. Die Bildung der Windungen setzt ein.

44 Stunden. Muskulatur legt sich um die ventralen und lateralen Partien des Genitalapparates. Um die Spermatheken ist keine Muskulatur festzustellen.

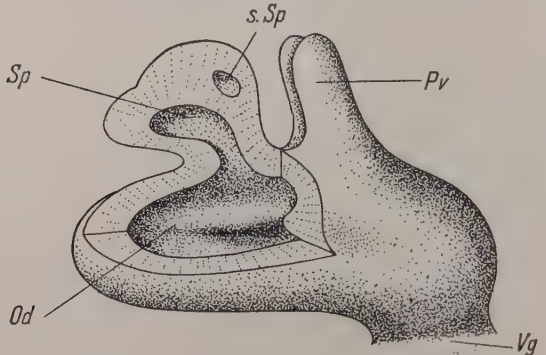


Abb. 10. Rekonstruktion des Wildgenitalapparates während der Entwicklung in der Puppe (12 Stunden). Links oben geöffnet gedacht, um die 2 Spermathekenlumina zu zeigen. *Sp* Spermatheken-, *Od* Ovidukt-, *Pv* Parovarienprimordien; *Vg* Vagina; *s.Sp* sekundäres Spermathekenprimordium.

Aus dem kopfigen Ende der Spermathekengänge entsteht durch Ausweitung und Abplattung der Zellen die Kapsel.

50 Stunden. Die Kapseln haben ihre endgültige Form erhalten. Der Uterusinnenraum wird durch Längsleisten strukturiert.

56–60 Stunden. Die Kapseln lassen auf ihrer Innenseite die beginnende Chitinisierung erkennen.

#### d) Wildstamm.

Parovarien und ventrales Receptaculum entwickeln sich im Wildstamm, wie es bei der

Mutante *spt* geschildert worden ist. Eine nochmalige Beschreibung kann also übergangen werden.

Wie entstehen nun im Wildtyp zwei vollkommen getrennte Spermatheken aus einer unpaaren Anlage? Wir verfolgen die Weiterentwicklung der Primordien ausgehend vom Stadium bei

10 Stunden. Während sich das Spermathekenprimordium aus der Genitalanlage stärker heraushebt, bildet sich dorsal eine anliegende Zellhaube, die sich deutlich vom benachbarten Bindegewebe durch eine scharfe Abtrennung und dichter gelagerte Zellen unterscheidet (Abb. 10, *s.Sp* und 8a', *Sp*).

12 Stunden. Diese Zellen gehören der Anordnung und Struktur nach zur Imaginalanlage. Sie sind wohl durch rasch aufeinanderfolgende Zellteilungen aus der primären Spermathekenanlage entstanden, bilden nun aber für sich eine Einheit, die allerdings den Kontakt mit der primären bewahrt.

14 Stunden. In dieser sekundären Zellanhäufung weitet sich nun auch ein Lumen aus (Abb. 8b'), das eher kaudal als dorsal den primären Kanal erreicht und sich mit ihm gemeinsam in den Uterus öffnet. Die Spermathekenmündung wird von NONIDZ (1920) und STURTEVANT (1926) als Grenze zwischen Ovidukt und Uterus bezeichnet. In den folgenden Beschreibungen wird aber für diesen Genitalabschnitt nur die Bezeichnung Uterus gebraucht. An dieser Stelle bleiben beide Kanäle unter sich und mit der übrigen Genitalanlage in

32 Stunden. Der Rotationswinkel ist ungefähr 30° geworden (Abb. 9b'). Die beiden Kanäle münden in einen gemeinsamen kleineren Hohlraum, der nur kaudal mit dem Uterus in Verbindung steht (Abb. 12). Aus schon erwähnten Gründen (S. 126 unter 14 Stunden) erscheint der sekundäre, da von hinten

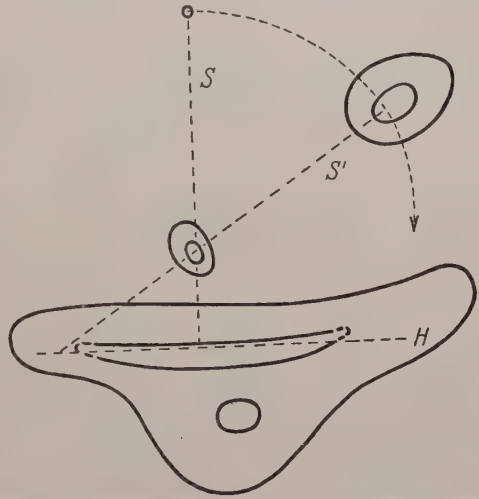


Abb. 11. Schema der Drehung der Spermatheken-  
ebene  $S$  zur Horizontalebene  $H$  bei 24 Stunden der  
Puppenentwicklung.

her geschnitten wird, zuerst frei ins Körperlumen ragend. In der Imago sitzen aber die beiden Spermatheken, äußerlich getrennt einmündend, auf gleicher Höhe am Uterus. Es muß also eine ganz gering *schraubende Drehung* erfolgen.

36 Stunden. Die Rotation in der Schnittebene ist fast abgeschlossen. Die beiden Einmündungsstellen sind noch nicht ganz auf gleicher Höhe (Abb. 9).

Nachdem die beschriebene Drehung beendet ist, vollzieht sich die Weiterentwicklung wieder wie in der Mutante *spt*. Durch diesen eigenartigen, sicher umständlichen Vorgang wird die Entwicklung der übrigen Teile des Genitalapparates nicht wesentlich betroffen.

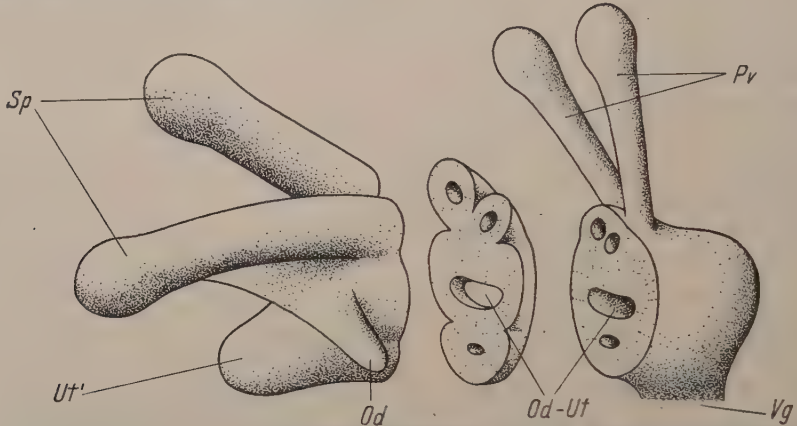


Abb. 12. Schematisches Bild des Wildgenitalapparates nach 32 Stunden Puppenentwicklung. In 2 Vertikalschnitten ist der Stand der Drehung der beiden Spermathekenprimordien in verschiedenen Querschnittebenen gezeigt. *Sp* Spermatheken-, *Od* Ovidukt-, *Ut* Uterus-, *Pv* Parovarienprimordien; *Vg* Vagina; *Ut'* vordere Uterustasche.

e) Vergleich mit den Befunden von NEWBY (1942). Es lag nahe, jene Spezies der Gattung *Drosophila* auf die Entwicklung des Geschlechtsapparates zu untersuchen, die paarige, getrennte Spermatheken aufweisen. Nun liegt die Arbeit von NEWBY (1942) über *Drosophila virilis* vor. Der innere weibliche Geschlechtsapparat von *D. virilis* unterscheidet sich im wesentlichen von dem der *D. melanogaster* durch das ventrale Receptaculum. Lage und Form der Spermatheken sowie der Parovarien sind weitgehend übereinstimmend. Nach den Angaben NEWBYs ist ihre Entwicklung bei *D. virilis* gleich wie in *melanogaster*, abgesehen von zeitlichen Differenzen. Die sicher merkwürdige Rotation mußte doch, wenn sie auch bei *D. virilis* vor sich geht, auffallen. NEWBY beschreibt aber eine paarige Spermathekenanlage bei dieser Spezies am 7. Tage der Entwicklung. Sollte wirklich *D. virilis* darin so stark von *D. melanogaster*, wo primär eine unpaare Anlage vorhanden ist, abweichen, um in der Imagoform doch das gleiche Ausbildungsmuster aufzuweisen? Dies wäre eine merkwürdige Konvergenzerscheinung. Eine kritische Überprüfung der Zeichnungen NEWBYs zeigt aber entscheidende Irrtümer in ihrer Deutung durch den Verfasser: So trifft ein etwas schief gelegter Querschnitt durch die Genitalscheibe die auch bei *D. virilis* unpaare Spermathekenanlage (S. 124, Fig. 14a). Das nur einseitig angeschnittene Parovarienprimordium links deutet NEWBY nun als zweite Spermathekenanlage. In der Folge sucht der Verfasser die Parovarienanlage und glaubt sie im eigentlichen Oviduktprimordium zu erkennen. Dieser offensichtliche Fehler wiederholt sich in Fig. 13b und 14b. Die Oviduktanlage fällt nach seiner Deutung mit der Spermathekenanlage zusammen, was zum vornherein unmöglich scheint. In Fig. 15 ist die vermutliche Uterustasche als Parovarienprimordium gedeutet. In Fig. 17 korrigiert sich der Verfasser selbst: Die Parovarien stehen, als solche bezeichnet, hinter den Spermatheken. Es wäre nun sehr wohl möglich, daß, durch diese Deutungsirrtümer verleitet, NEWBY eine sekundäre Verdoppelung der Spermathekenanlage, wie ich sie für *D. melanogaster* beschrieben habe, übersehen hat und damit auch ihre Drehung. Eine kritische Nachprüfung seines Schnittmaterials ist also erforderlich.







## 2. Die Morphogenese der getrennten *spt*-Spermatheken (Kümmerformen der Mutante).

Überblickt man die Entwicklung der Spermatheken, so fällt auf, daß in bezug auf diese Geschlechtsanhangsorgane der Stamm *spt* viel mehr Variationsmöglichkeiten hat als der Wildstamm. Läßt man beim *spt*-Typ die Zahl der Kapseln ganz außer acht, so variiert schon die Länge der freien Gang-Enden im Verhältnis zum gemeinsamen Stück sehr stark. Der Fall ist nun sehr wohl denkbar, daß die Aufspaltung der Gänge so früh erfolgt, und damit die Zweigstelle so tief in der Uteruswandung liegt, daß sie äußerlich gar nicht zu erkennen ist. Die Spermatheken scheinen dann getrennt zu sein. Dieser Gedanke ist so naheliegend, daß es erstaunlich wäre, wenn solche Tiere nicht zu finden wären. Nun sind in den Kümmerzuchten (S. 112) unerwarteterweise getrennte Formen aufgetreten. Die Frage stellt sich, ob sie auf die angedeutete Entwicklung zurückzuführen sind.

Schon früher (Weitere modifizierende Umweltfaktoren S. 113) wurde darauf hingewiesen, daß jene Tiere aus den *spt*-Zuchten, die 2 oder 3 getrennte Spermatheken aufwiesen, wohl keine Wildtypen und keine Ausnahmeformen, hervorgerufen durch Verminderung der Penetranz, sind. Morphogenetische Untersuchungen können zeigen, daß diese „Ausnahmetiere“ phänotypisch nicht mit dem Wildtyp übereinstimmen.

Tabelle 10. *Spermatheken der spt-Kümmerformen und ihre Häufigkeit in der Zuchttemperatur von 18° C.*

Spermathekenformen			
			
2 = 2,9%	21 = 30,9%	30 = 44,1%	15 = 22,1%

Rein morphologische Beobachtungen:

1. Die Ausführungsgänge stehen bei diesen getrennten Formen bedeutend näher zusammen als bei den Fliegen des Wildgenotypus. Alle Übergänge von vollständiger Trennung bis zu der Vereinigung unmittelbar vor der Eintrittsstelle in den Uterus sind zu finden.

2. Bei getrennten *spt*-Formen ist häufig eine Kapsel abnormal klein oder nicht chitiniert. Im Wildtyp unterscheiden sich die beiden Spermathekenkapseln selten voneinander oder dann nur sehr gering in der Größe.

3. Die getrennten Formen der *spt*-Mutante sind bei einer Entwicklungstemperatur von 28° C während der sensiblen Phase Zweier, in 18° aber Dreier. Bei diesen münden die 3 Gänge entweder getrennt in den Uterus, oder 2 vereinigen sich unmittelbar vor der Eintrittsstelle (Abb. 14 a und b).

Was für Ergebnisse zeigen nun die morphogenetischen Untersuchungen der getrennten Formen? Am eindrucklichsten mußte die Morphogenese der Dreierformen sein.

200 frischgeschlüppte *spt*-Larven aus einem 2-Stunden-Gelege wurden auf sehr wenig Futter in 18° C eingesetzt. Ich fixierte 20 Weibchen aus dieser Zucht 30—36 Stunden nach der Puparisierung, was in der Zuchttemperatur von 25° C ungefähr dem 20—24stündigen Stadium entspricht. Die übrigen zog ich weiter und seziierte die geschlüpften Imagines. Die Sektion ergab die in Tabelle 10 angegebene Verteilung.

Die 20 geschnittenen Objekte gaben natürlich diese Verteilung nicht wieder, da aus der Morphogenese einer 24stündigen Puppe nicht unbedingt geschlossen werden kann, ob eine Einer- oder eine hohe Dreierspermatheke entsteht. Ferner war die Zahl der Schnittobjekte zu klein, als daß sie einer statistischen Auswertung genügen könnte.

Ergebnisse der morphogenetischen Untersuchung des Schnittmaterials:

1. Kein Objekt zeigt die Spermathekenanlage, wie sie bezeichnend ist für den Wildtyp, d. h. 2 übereinanderliegende Primordien, die nach 20—24 Stunden Puppenentwicklungszeit erst leicht abgedreht wären.

2. Wenige Präparate weisen ein unpaares Spermathekenprimordium auf. Ob daraus ein Einer oder ein hoher Dreier entstanden wäre, läßt sich, wie schon erwähnt, nicht sagen.

Von Bedeutung sind aber jene Objekte, deren Spermathekenanlagen unmittelbar über oder sogar in der Uteruswandung aufspalten (Abb. 13 a, b und 14 a, b). Da die Puppen in 18° C aufgezogen wurden, müssen wir annehmen, daß in jenen Objekten, wo nur 2 Gänge zu sehen sind, sich im weiteren Verlauf der Morphogenese ein 3. Gang gebildet hätte. Ab und zu ist diese 2. Verästelung schon angedeutet (Abb. 13 b).

3. Puppen, die in der frühen Spermathekenmorphogenese (bis zu 24 Stunden) derart tief aufgespaltene Anlagen haben, sind unter den in der Normaltemperatur gezogenen nie zu finden, obwohl dort auch Dreier vorkommen.

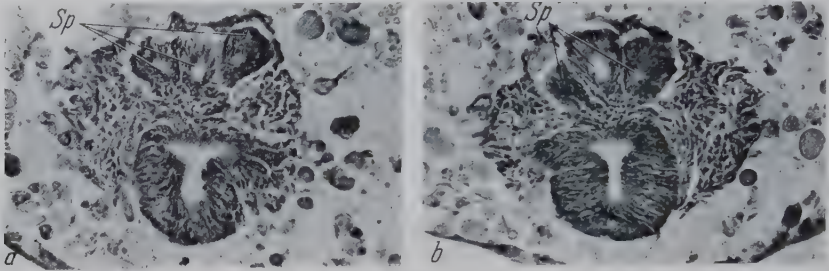


Abb. 13 a u. b. Querschnitte durch *spt*-Genitalscheiben nach 20 Stunden Puppenentwicklung. a Die Aufspaltung in 3 Gänge ist bereits vollzogen, ihre Vereinigung erfolgt in der Uteruswandung. b Der 3. Gang links hat noch kein Lumen, er wird vermutlich außerhalb der Uteruswandung abzweigen. Vergrößerung 310  $\times$ .

Da in der Untersuchung der *spt*-Kümmerformen keine Beobachtung für den Typus der Wildspermatheken spricht, so muß man schließen, daß die getrennten Spermathekenformen des *spt*-Stammes auch nicht nach der Wildstammorphogenese gebildet werden. Alle Beobachtungen weisen demgegenüber darauf hin, daß sie so zustande kommen, wie es für den *spt*-Stamm beschrieben worden ist. Mit der Möglichkeit solcher *spt*-Tiere mußte gerechnet werden.

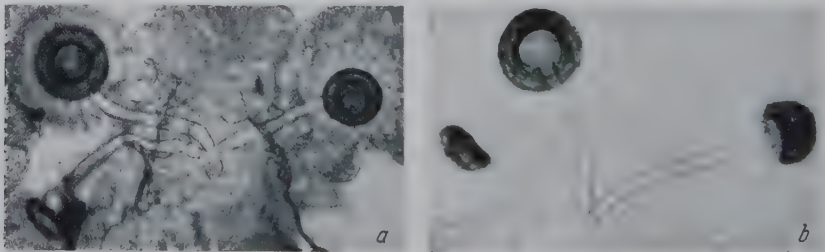


Abb. 14 a u. b. Die vermutlichen Imaginalformen der Spermatheken, die den Anlagen in Abb. 13 a bzw. Abb. 13 b entsprechen. Vergrößerung 160  $\times$ .

Diese morphogenetischen Untersuchungen erfolgten an Larven, die in 18° C gezogen worden waren. In 28° C erscheinen keine Dreier, die etwas spätere Bildung eines 3. Kanales (Abb. 13 b) unterbleibt. Damit erklärt sich auch die Morphogenese der getrennten *spt*-Zweier, wie sie in dieser Zuchttemperatur bei Kümmerformen vorkommen.

Wir fassen zusammen:

1. Bei den getrennten Spermatheken der *spt*-Zuchten spricht nichts für eine Morphogenese nach dem Wildgenotypus. Sie sind folglich auch *keine echten Phänokopien zum Wildtyp*. Echte Phänokopien setzen nach HENKE (1941) voraus, daß sie den gleichen Entwicklungsgang aufweisen wie die kopierte Form.

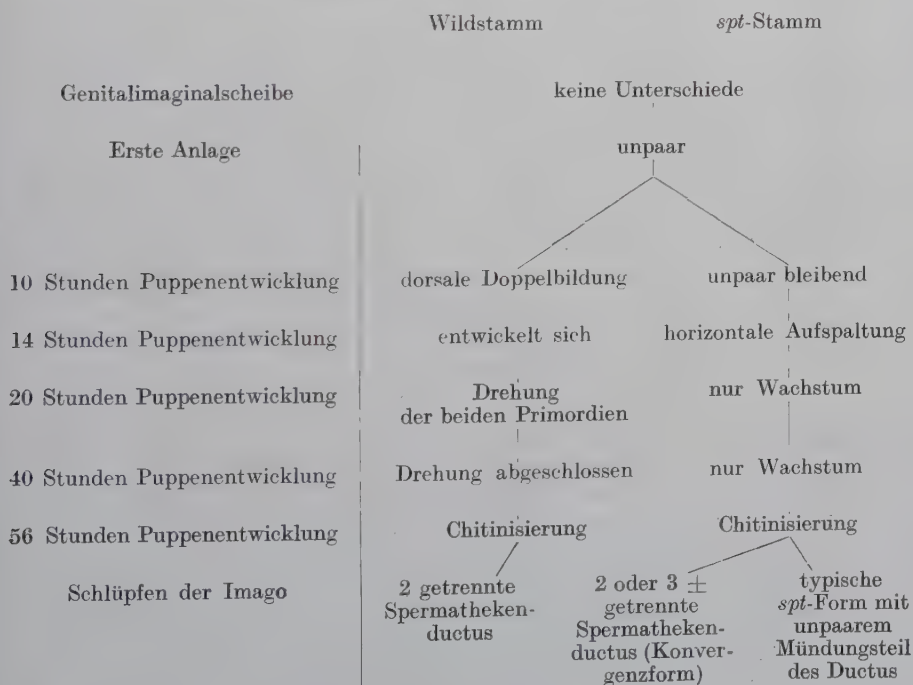
2. Die scheinbaren Ausnahmen sind *Konvergenzen zum Wildtyp*. Die getrennte Form der Spermatheken kann folglich auf einfachere Weise erreicht werden, als dies im Wildstamm geschieht. Auf diese bedeutungsvolle Folgerung soll im nächsten Abschnitt noch eingegangen werden (S. 132).

Die konvergente Entwicklung der beiden Phäne täuscht im *spt*-Stamm eine unvollständige Penetranz vor. Für mehrere Gene konnte bei *Drosophila* eine veränderte Manifestationshäufigkeit auf die Einwirkung von Modifikationsgenen zurückgeführt werden. Genische Modifikatoren des Faktors *spt* sind wohl auch nachgewiesen worden (S. 113), die für *spt* typische Entwicklung wird durch sie aber nicht abgeändert.

### 3. Diskussion.

Aus der Genitalanlage der Mutante *spt* wächst median-dorsal unter normalen Bedingungen eine *unpaare Spermatheke* aus, die sich am distalen Ende zu höchstens 3 Gängen verzweigen kann. Unter schlechten Futterbedingungen, am häufigsten bei 18°, kann die Verzweigung schon so tief einsetzen, daß Paarigkeit der Anlage vorgetäuscht wird. In der *Wildform* bildet sich median-dorsal ein ursprünglich *unpaares Primordium*, aus dem sich Zellen zu einem sekundären, über ihm liegenden abspalten. Durch eine gering schraubende Drehung von 90° kommen die beiden äußerlich getrennten Spermatheken nebeneinander auf gleiche Höhe zu liegen (s. Tabelle 11).

Tabelle 11. Zusammenfassende, vergleichende Darstellung der Spermathekenmorphogenese des Wildstammes und des *spt*-Stammes.





Diese eigenartige Entwicklungsverschiedenheit und ihre mögliche Konvergenz hat sicher eine phylogenetische Bedeutung. Unsere Schlüsse in dieser Hinsicht können aber nur hypothetischer Art sein.

Der *spt*-Genotypus vermag den Konvergenzphänotypus auf einfachere Weise zu realisieren als dies beim Wildtyp geschieht. Es ist nun wohl denkbar, daß die *Mutante spt* der primäre Typus wäre und durch eine Rückmutation vom Wildtyp her zu einer Urform erhalten wurde, die sich bei den *Drosophilinae* nicht mehr findet.

Sowohl der Wildtyp wie der *spt*-Mutantentyp haben unter den *Acalypterae* der Dipteren Vertreter. STURTEVANT (1925) wies auf die Bedeutung des Geschlechtsapparates dieser Dipterengruppe für die Systematik hin. Er prüfte die bestehenden Klassifikationen, besonders auf Grund der Samenrezeptakel — auch des ventralen — der Weibchen. Er fand dabei folgende Spermathekenformen:

Zwei getrennte gleiche Spermatheken bei: *Chaetopsis apicalis*, *Straussia longipennis*, *Drosophila* alle Spezies.

Eine einfache und davon getrennt eine Doppelspermatheke bei: *Sphyracephala brevicornis*, *Aulacigaster leucopeza*, *Minettia lupulina*.

Eine in 2 oder 3 Äste aufgeteilte Spermatheke bei: *Sphyroperiscelis wheeleri*, *Periscelis annulata*, *Seria pectinata*.

Die Wildtypspermatheken der 1. Gruppe variieren nach den Angaben STURTEVANTS wenig, wie das die *Drosophilinae* zeigen. Der *spt*-Typ, der in der 2. und 3. Gruppe zum Ausdruck kommt, scheint weiter verbreitet zu sein, und zwar in allen Variationen, die bei unserer Mutante durch Temperatur- und Ernährungseinflüsse hervorgerufen werden können. Darin findet die Annahme, daß er der ursprünglichere Typ sei, eine gewisse Stütze. Es darf daher angenommen werden, daß die *Acalypterae* der 2. Gruppe einer Primitivform am nächsten stehen. Aus einer ihrer Spezies könnte durch einen Mutationschritt (entsprechend einem hypothetischen Schritt von *spt* zu +) die 1. Gruppe entstanden sein. Durch Mutationen, die sich ähnlich wie veränderte Futter- oder Temperaturbedingungen beim *spt*-Typ auswirken, mag die 2. Gruppe von der 3. abgespalten worden sein.

Die Aufgabe stellt sich hier, die Morphogenese der Spermatheken in den verschiedenen Gruppen zu untersuchen. *Aulacigaster leucopeza* in der 2. Gruppe ist sicher einer der interessantesten Fälle.

#### 4. Die Drehung, ein „Rechts-Links-Problem“.

Die Drehung, wie sie in der Wildrasse das sekundäre Spermathekenprimordium um das primäre ausführt, erfolgt nach *links* oder *nach rechts* (S. 127 bei 20 Stunden). Es stellten sich die Fragen nach dem Häufigkeitsverhältnis der Rechts-Links-drehung und nach der Vererbung dieser Asymmetrie.

Die erste war an Hand des bearbeiteten Schnittmaterials zu beantworten. Für die Auszählung waren aber nur Objekte von 20—50 Stunden Puppenalter zu verwerten. Vor dem Entwicklungsstand von 20 Stunden ist die Drehung noch nicht eindeutig nachweisbar; nach 50 Stunden Entwicklungszeit aber

sind die beiden Spermathekenkanäle auf gleicher Höhe, die Bewegung also abgeschlossen. Nur an ihrer Einmündungsstelle in den Ovidukt-Uterus ist die zweite erwähnte Rotation in diesem Zeitpunkt noch erkennbar und damit die ursprüngliche Lage der beiden Primordien. So blieben für die Untersuchung nur 67 Objekte. Diese Zahl ist nach LUDWIG (1936) zwar nicht hinreichend für die Klassifikation des R-L-Verhältnisses. *Doch deutet das Ergebnis von 31 r : 36 l immerhin eine 1:1-Verteilung an.* Sicher ist die Asymmetrie, die in der Rotation zum Ausdruck kommt, eine echte, da es keine Übergänge zwischen den beiden Formen gibt. LUDWIG bezeichnet die vorliegende Asymmetrie als *razemisch*: R- und L-Form sind gleich häufig.

Die Frage nach der Vererbung des R- oder L-Merkmals konnte mit diesem Material gar nicht gelöst werden. Erstens stammten die Objekte nicht vom gleichen Elternpaar, zweitens könnte über den Vererbungsmodus auch nur entschieden werden nach der Untersuchung der F<sub>1</sub>- und F<sub>2</sub>-Generationen. Dies ist in unserem Falle unmöglich, lassen doch die Imagines nicht erkennen, wie sich die Spermathekenprimordien gedreht haben. Es ist anzunehmen, daß in der Genitalimaginalscheibe sowohl eine R- als auch eine L-Tendenz vorhanden ist. Es besteht somit eine alternative Entwicklungsmöglichkeit, wie das LUDWIG für die Regeneration von Gliedmaßen bei den heterochelen Krebsen annimmt. Im Entwicklungsverlauf würde dann jene Seite der Anlage die Drehung einleiten, die das für das weitere Wachstum nötige Agens in größerer Quantität enthielte. Ist diese Quantität proportional der Zellenzahl, so muß eine rascher erfolgte Zellteilung einer Seite zu deren Übergewicht führen.

Die Untersuchungsergebnisse können aber nicht mehr sein als weiteres Material zum Rechts-Links-Problem.

#### *Zusammenfassung.*

Unsere Arbeit hatte zum Ausgangspunkt den Faktor *spt*, der sich an den Spermatheken der Weibchen von *Drosophila melanogaster* auswirkt. Die genetische Analyse erwies sich als sehr komplex und konnte deshalb nicht restlos durchgeführt werden. Es zeigte sich, daß der Phänotypus der veränderten Spermatheken durch das Zusammenwirken verschiedener innerer und äußerer Faktoren realisiert wird. Das Problem der genischen Modifikatoren muß außerhalb des Rahmens dieser Arbeit gelöst werden.

#### *Ergebnisse.*

1. Von der Mutante *spt* (HADORN und GRABER 1944) bei *D. melanogaster* wurde durch Auskreuzen mit einem Wildstamm ein neuer Stamm *spt/spt* mit guter Vitalität gezüchtet.

2. Das Merkmal ist rezessiv und geschlechtsbegrenzt. Seine Penetranz ist 100%. Pleiotrope Auswirkungen der Mutation konnten nicht nachgewiesen werden.

3. Das Merkmal des *unpaaren* Spermathekenductus ist durch *einen* Faktor des 2. Chromosoms bedingt. Sein Locus wurde mit  $63,3 \pm$  berechnet.

4. Die *Temperatur* modifiziert den Phänotypus in dem Sinne, daß sich am unpaaren Gang 1 oder 2 oder 3 Kapseln entwickeln.

5. Die Zusammensetzung des Larvenfutters kann die Gangaufspaltung so beeinflussen, daß sich die Spermathekenkanäle getrennt entwickeln und so der Wildtyp vorgetäuscht wird.

6. Wird der Faktor *spt* in verschiedene Stämme eingekreuzt, so zeigen sich veränderte Temperaturreaktionen. *Genische Modifikatoren* wirken auf die Reaktionsnorm des Hauptgens *spt* ein.

7. Die *temperaturesensible Phase* in der Reaktionskette der Faktorenkombination des neuen Stammes *spt* wird ermittelt. Sie dauert in einer Zuchttemperatur von 25—28° C etwa 24 Stunden und schließt in jeder Zuchttemperatur vor der *Puparisierung* ab.

8. Die imaginalen Spermathekenanlagen der Mutante *spt* wie des Wildtyps entwickeln sich nach Transplantation in einem anderen Wirtsmilieu *autonom*.

9. Die Anlagen sind in der Mutante *spt* wie im Wildtyp *unpaar*. Während sich aber *spt* weiter unpaar entwickelt, entsteht im Wildtyp eine *sekundäre Anlage* über der unpaaren.

10. Nach einer *Drehung* des sekundären Primordiums um das primäre liegen schließlich beim Wildtyp die beiden getrennten Spermathekenmündungen nebeneinander in der Horizontalebene. Bei der Mutante *spt* erfolgt während der Entwicklung keine Drehung, sondern eine *distale Gangaufspaltung*.

11. Diese Aufspaltung des *spt*-Primordiums kann aber unter besonderen Futter- und Temperaturbedingungen so tief einsetzen, daß äußerlich 2 oder 3 getrennte Spermathekenkanäle entstehen. Die getrennten *spt*-Zweierspermatheken sind also *Konvergenzen* zum Wildtyp.

12. Eine zahlenmäßige Untersuchung der unter 10. erwähnten Drehung ergab eine ähnliche Häufigkeit der *Rechts- und Linksdrehung*. Eine *razemische Asymmetrie* ist wahrscheinlich.

### Literatur.

- BEADLE, G. W.: A possible influence of the spindle-fiber on crossing-over in *Drosophila*. Proc. nat. Acad. Sci. 18 (1932). — CHEN, TSE-YIN: On the development of imaginal buds in normal and mutant *Drosophila melanogaster*. J. Morph. (Am.) 47 (1929). — DOBZHANSKY, TH.: Über den Bau des Geschlechtsapparates einiger Mutanten von *Drosophila melanogaster*. Z. Vererbungslehre 34 (1924). — Studies on the intersexes and supersexes in *Drosophila melanogaster*. Bull. Bureau Genetics 8 (1930). — EPHRUSSI, B., and G. W. BEADLE: A technique of transplantation for *Drosophila*. Amer. Natural. 70 (1936). — GLEICHAUF, R.: Anatomie und Variabilität des Geschlechtsapparates von *Drosophila melanogaster*. Z. Zool. 148 (1936). — GLOOR, H.: Phänokopie einer Letalmutante (*crc*) von *Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. 51 (1944). — GOLDSCHMIDT, R.: Physiological Genetics. New York 1938. — HADORN, E.: Genetische und entwicklungsphysiologische Probleme der Insektenontogenese. Fol. Biotheoretica 1948, Nr 3. — HADORN, E., u. H. GRABER: Über einen *Drosophila*-Stamm mit veränderten Spermatheken. Rev. suisse Zool. 51 (1944). — HADORN, E., u. H. GLOOR: Transplantation zur Bestimmung des Anlage-musters in der weiblichen Genitalimaginalscheibe von *Drosophila*. Rev. suisse Zool. 53 (1946). — HENKE, K., u. E. v. FINCK: Über sensible Perioden für die Auslösung von Hitze-modifikationen bei *Drosophila* und die Beziehungen zwischen Modifikationen und Mutationen. Z. Vererbungslehre 79 (1941). — LUDWIG, W.: Bestimmung und Vererbung der Asymmetrireform. (R-L-Problem). Zool. Anz. Suppl. 9 (1936). — Untersuchungen zum Gesetz des Crossing-over. Z. Vererbungslehre 69 (1935). — MATHER, K.: Crossing-over and heterochromatin and spindle-fiber. Genetics 24 (1939). — NEWBY, W. W.: A study



of intersexes produced by a dominant mutation in *Drosophila virilis*, Blanco stock. The Univers. of Texas Publication, No 4228. 1942. — NONIDEZ, J. F.: Internal phenomena of reproduction in *Drosophila melanogaster*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor., Woods Hole (Am.) **39** (1920). — PATTERSON, J. T., and MARSHALL R. WHEELER: Two stains of *Drosophila peninsularis* with incipient reproductive isolation. The Univers. of Texas Publication, No 4720, S. 121—122. 1947. — POULSON, D. F.: The embryonic development of *Drosophila melanogaster*. Actualités scientifiques et industrielles, 498. Paris: Hermann & Cie. 1937. — STERN, C.: Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch. In Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. I, S. 19. Berlin: Gebrüder Borntraeger 1933. — STURTEVANT, A. H.: The seminal receptacles and accessory glands of the Dipteres, with special reference to the Acalypterae. J. N.Y. Entomol. Soc. **33/34** (1925/26). — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W.: Über den Einfluß des genotypischen Milieus und der Außenbedingungen auf die Realisation des Genotyps. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl., N. F. **1**, Nr 6 (1934). — VOGT, M.: Zur Unabhängigkeit der einzelnen Eigenschaften der Manifestierung einer schwachen polaren Genmutation (*Venae abnormes*) bei *Drosophila melanogaster*. J. Psychol. u. Neur. **47** (1937). — Zur labilen Determination der Imaginalscheiben von *Drosophila*. Z. Naturforsch. **1**, 469 (1946). — Experientia **2** (1946). — WEXELSEN, H.: Two new mutant characters on the spermathecae of the females of *Dros. mel.* Cell degeneration and supernumerary spermathecae. Genetics **13** (1946).

HANS GRABER, Zürich, Zool.-vergl. anat. Institut der Universität.

## NEUE VERSUCHE ÜBER DIE WIRKUNGSWEISE VON CHEMIKALIEN BEI DER AUSLÖSUNG VON CHROMOSOMENMUTATIONEN\*.

Von

FRIEDRICH OEHLKERS und GERTRUD LINNERT.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 19. Mai 1949.)

### A. Einleitung.

Die Auslösung von Mutationen durch Chemikalien ist zwar ein altes und wiederholt experimentell aufgegriffenes Problem, doch sind anfänglich auf diesem Gebiet besondere Erfolge kaum zu verzeichnen gewesen. Wenn man nun heute trotz aller ursprünglichen Mißerfolge immer wieder zu den Versuchen, Auslösung durch Chemikalien zu erreichen, mit Beharrlichkeit zurückkehrt (AUERBACH 1944, 1946, 1947; DEMEREC 1947), so müssen dafür besondere Gründe maßgeblich sein. Diese mögen der Überzeugung entspringen, daß bei geduldigem Ausprobieren der verschiedenartigsten Substanzen durch die Einwirkung von Chemikalien auf die Dauer vermutlich vielseitigere und wesentlichere Einsichten in das genetische Gefüge der Organismen zu erreichen sein werden als allein durch Verwendung der notwendig unspezifischen Röntgenstrahlung als Agens. In der Tat werden die in den letzten Jahren erreichten Fortschritte bald eine Äußerung zur Frage des Vergleiches beider Einwirkungsweisen ermöglichen.

In den Versuchen des ersten Autors (OEHLKERS 1943 und 1946) zum Problem der Mutationsauslösung durch Chemikalien auf Pflanzen hat sich zeigen lassen, daß in der Tat eine beträchtliche Erhöhung der Mutationsrate erreicht werden kann, wenn man nur dafür sorgt, daß die Applikationsweise eine geeignetere ist als bisher. Anstatt Samen oder ganze Pflanzen in einer Lösung von Chemikalien einzuquellen oder zu tauchen, haben wir abgeschnittenen (1943) oder angeschnittenen (1946) Infloreszenzen durch den aufsteigenden Transpirationsstrom die Chemikalienlösungen zugeführt und erhielten bei einer ganzen Reihe sowohl von anorganischen als auch organischen Substanzen und ganz besonders von einem Gemisch von Äthylurethan und Kaliumchlorid Mutationsauslösung in beträchtlicher Höhe. Wir untersuchten die Meiosis in den Infloreszenzen nach einer Einwirkungszeit von einigen Tagen, so daß sich stattgefundenene Chromosomentranslokationen schon in dem meiotischen Paarungsverhalten durch veränderte Konjugationsweise, Ringe oder Kettenbildung, anzeigen konnten. Da wir auf diese Weise die sichtbaren Chromosomenveränderungen schon einige Tage nach der Einwirkung erfassen konnten, war damit eine Technik gewonnen, die nun Untersuchungen über die Einwirkung von Chemikalien nach den verschiedensten Richtungen ermöglichte, ohne die zeitraubende Aufzucht von Nachkommenschaftsgenerationen. Über neuere Befunde, die wir an unseren bevorzugten Objekten, verschiedenen Bastarden in der Gattung *Oenothera*, gewonnen haben, sei im folgenden berichtet.

\* Abgeschlossen im Juli 1948.

In der ersten Arbeit von OEHLKERS (1943) schien sich die Konstatierung abzuzeichnen, daß diejenigen Translokationen in den *Oenotheren*-Genomen, welche den Viererring betreffen, der in dem dort verwendeten Bastard als Folge der einfachen strukturellen Hybridie vorhanden ist, häufiger seien als solche, die sich allein unter den 5 Bivalenten abspielen. Es schien also, daß mit diesem Befund ein günstiger Ausgangspunkt für die weitere Analyse des Vorganges gegeben sei. So wurden als Material für das weitere Vorgehen abgesehen von den bisher verwendeten Bastarden auch noch Formen mit anderen, aber ebenfalls bekannten Viererringen ausgewählt. Im Laufe der weiteren Arbeit zeigte sich jedoch, daß die Befunde der ersten Arbeit insofern unzulänglich waren, als offenbar eine zu starke Selektion zugunsten von neuen Konfigurationen mit dem Viererring zustande gekommen war. Es bedarf in der Tat sehr langer Erfahrung, bis es gelingt, alle anderen, auch weniger deutlich erkennbaren Figuren mit derselben Sicherheit zu erfassen, wie die so besonders auffälligen, die den schon vorhandenen Viererring zu einem solchen von 6 ergänzen (vgl. OEHLKERS 1943, S. 327, Abb. 2). Hatte dieser Mangel für die qualitative Beurteilung des Phänomens auch keinerlei abträgliche Bedeutung, so ist es doch unmöglich, das ältere Material für eine quantitative Betrachtung mit zu verwenden. Infolgedessen haben wir unsere Untersuchungen beträchtlich erweitert und geben in der nun vorliegenden Arbeit vollständig neue experimentelle Resultate, die mit größerer Sicherheit alles irgendwie Konstatierbare enthalten und gründen die quantitative Auswertung allein auf dieses, nicht aber auf das ältere Material. Dabei seien im folgenden zwei Probleme behandelt, einmal die Frage, wie weit sich aus den neu aufgefundenen Translokationsfiguren der Modus verstehen läßt, nach welchem der Vorgang abgelaufen ist, und zum anderen, wie weit sich die Verteilung einzelner Translokationsschritte über die Genome übersehen läßt. Für die Behandlung dieser beiden Fragestellungen bedarf es allein einer Bearbeitung der aufgefundenen Veränderungen, ohne daß ein Vergleich mit den Kontrollen im einzelnen notwendig wäre. Dafür sei lediglich bemerkt, daß die Vergleichswerte auch in allen unseren neuen Versuchen innerhalb derselben Größenordnungen liegen, wie sie in den früheren Arbeiten des ersten Autors (1943 und 1946) angegeben sind.

## B. Material und Methode.

Als Material wurden 4 verschiedene *Oenotheren*-Bastarde verwendet:

1. *Oe. (suaveolens × Hookeri) flavens* · <sup>h</sup>*Hookeri*, mit dem Viererring  $\begin{smallmatrix} 1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4 \\ 1 \cdot 4 \cdot 3 \cdot 2 \end{smallmatrix}$  und den Bivalenten  $\begin{smallmatrix} 5 \cdot 6 & 7 \cdot 8 & 9 \cdot 10 & 11 \cdot 12 & 13 \cdot 14 \\ 5 \cdot 6 & 7 \cdot 8 & 9 \cdot 10 & 11 \cdot 12 & 13 \cdot 14 \end{smallmatrix}$  nach der üblichen Endenbezeichnung der *Oenotheren*, unter Zugrundelegung der *Oe. Hookeri* als Normalform.
2. *Oe. (Hookeri × suaveolens)* <sup>h</sup>*Hookeri* · *flavens*. Dieser Bastard besitzt daselbe Genom wie der vorhergehende, jedoch an Stelle des *suaveolens*-Plasmas dasjenige der *Oe. Hookeri*.
3. *Oe. (suaveolens × strigosa) flavens* · *stringens*. Hier findet sich der Viererring  $\begin{smallmatrix} 5 \cdot 6 & 11 \cdot 12 \\ 5 \cdot 12 & 6 \cdot 11 \end{smallmatrix}$  und die Bivalente  $\begin{smallmatrix} 1 \cdot 4 & 2 \cdot 3 & 7 \cdot 8 & 9 \cdot 10 & 13 \cdot 14 \\ 1 \cdot 4 & 2 \cdot 3 & 7 \cdot 8 & 9 \cdot 10 & 13 \cdot 14 \end{smallmatrix}$ .
4. *Oe. (Chicaginensis × Hookeri) excellens* · <sup>h</sup>*Hookeri* mit dem Viererring  $\begin{smallmatrix} 7 \cdot 8 & 9 \cdot 10 \\ 7 \cdot 10 & 8 \cdot 9 \end{smallmatrix}$  und den Bivalenten  $\begin{smallmatrix} 1 \cdot 2 & 3 \cdot 4 & 5 \cdot 6 & 11 \cdot 12 & 13 \cdot 14 \\ 1 \cdot 2 & 3 \cdot 4 & 5 \cdot 6 & 11 \cdot 12 & 13 \cdot 14 \end{smallmatrix}$ .



Von allen Bastarden wurden während der Hauptblütezeit die Mittelfloreszenzen morgens unter Wasser abgeschnitten, und zwar exakt in einer Länge von 40 cm. Sie wurden zu je 5 in weithalsige Erlenmeyerkolben von 500 cm<sup>3</sup> Inhalt gestellt und in der Kühlkammer des Instituts bei konstanter Temperatur von + 10° C, gleichbleibender Belichtung durch eine gekühlte 500 W-Lampe und gleichmäßiger Luftfeuchtigkeit von etwa 70% aufgestellt. Als wirksame Lösung wurde stets nur Äthylurethan  $\frac{1}{20}$  Mol + Kaliumchlorid  $\frac{1}{200}$  Mol, als Kontrolle Leitungswasser bzw. dest. Wasser verwendet. Nach 6 Tagen wurden die Knospen in der Fixierflüssigkeit nach CARNOY (Alkohol : Eisessig = 2:1) fixiert und anschließend daran in derselben Flüssigkeit aufbewahrt. Im Herbst und Winter wurde das Material mikroskopisch verarbeitet. Die Färbung erfolgte in Essigsäurekarmin, die Antheren wurden durch Kochen mazeriert und dann gequetscht. Umfangreiche Erfahrungen haben uns gezeigt, daß diese Präparationsweise die Chromosomenzusammenhänge sehr gut und deutlich zeigt, selbst aber keinen Einfluß auf die Ausgestaltung hat. Alle durchgesehenen Pollenmutterzellen wurden skizziert, besonders wichtige Abweichungen auch mikrophotographisch aufgenommen. Optik: Zeiß Apochromat 100mal, Okular 15mal.

### C. Die neuen Aberrationsfiguren und ihre theoretische Deutung.

Chromosomenmutationen können als Fragmentationen, Deletionen, Inversionen, Defizienzen, Duplikationen und Translokationen auftreten. In unseren Untersuchungen führen wir die Konstatierung stattgefundener Chromosomenumbauten an der Meiosis von *Oenothera* durch, einem Objekt, dessen Chromosomen durch heterochromatische Mittelstücke und durch vollständige Terminalisation der Chiasmen charakterisiert ist. Das von uns verwendete Teststadium ist die Diakinese. In dieser werden Inversionen nicht mehr kenntlich sein, ebenso wenig Deletionen geringeren Umfanges. Fragmente, die konstatierbar sind, haben wir in allen unseren Experimenten auffallend wenig gefunden. Es bleiben also als wesentliche Anhaltspunkte für den Erfolg eines Eingriffes der Chemikalien die neu aufgetretenen Translokationen. Diese sind bei *Oenothera* in der Diakinese der Meiosis durch die Verkettung der Chromosomen deutlich erkennbar, wie sie in 2 Genomen als Folge einer Translokationsheterozygotie und daraus entstehender Kreuzkonjugation zustande kommt<sup>1</sup>. Will man etwas über das mutative Geschehen im Anschluß an die Einwirkung der Chemikalien aussagen, so hat man sich also an die als Translokationsfiguren aufgetretenen Aberrationen zu halten. Um diese einer theoretischen Betrachtung zuzuführen, wird es gut sein, sie zunächst übersichtlich zu ordnen. Das ist in der Form geschehen, daß wir sie als Schemata in Tabelle 1 nach folgenden Gesichtspunkten zusammenstellten. In den Vertikalreihen der Tabelle sind jeweils die gleichen Figurentypen angeordnet, in den Horizontalreihen unterscheiden wir danach, an welchem Ort der beiden konjugierenden Genome diese Figurentypen zu finden sind. So läßt sich auf relativ geringem Umfang alles durch eine neue Translokation Unterscheidbare vollständig zusammenfassen.

Die gefundenen Figurentypen sind 1. offene Ketten, 2. abweichende geschlossene Konfigurationen, 3. teilweise geschlossene Konfigurationen, 4. Mehrfachbindungen (Multivalentbindungen), 5. Normalfiguren mit Chromatideninterlocking. Danach sind die Vertikalreihen geordnet. Nach dem Ort des Vorkommens lassen sich 5 verschiedene Gruppen von Neuzusammenstellungen in den Genomen erkennen; sie sind als Gruppe I—V in den Horizontalreihen der Tabelle angeordnet. Gruppe I umfaßt die Figuren, die durch eine Translokation unter den Chromosomen des Viererrings entstehen, und zwar so, daß er in 2 und 2 Chromosomen unterteilt wird, Gruppe II diejenigen, die, ebenfalls aus dem

<sup>1</sup> Die bei MARQUARDT theoretisch erörterten „bikommissuralen“ Translokationen führen bei *Oenothera* zu keinerlei besonders erkennbaren Figuren.

Tabelle 1.

	1. Offene Ketten	2. Geschlossene Konfigurationen	3. Teilweise geschlossene Konfigurationen	4. Mehrfach-Bindungen	5. Chromatiden-Interlocking
I					
II					
III					
IV					
V					

Viererring entstehend, diesen in 3 und 1 Chromosom unterteilen. Gruppe III enthält die Figuren, in denen sich der Viererring mit einem der 5 Bivalente durch eine Translokation neu vereinigt. Gruppe IV enthält Translokationen, die innerhalb eines einzelnen Bivalentes auftreten und Gruppe V endlich diejenigen, wobei 2 Bivalente neu kombiniert sind. Dabei haben wir in die gewonnenen Klassen bei der Einordnung der gefundenen Aberrationen auch diejenigen mit einbezogen, bei denen die Translokationsstelle als interstitielles, nicht terminalisiertes Chiasma zwischen nichthomologen Chromosomen erkennbar geblieben ist. Wir haben dafür kein besonderes Schema in die Tabelle 1 eingezeichnet, weil die Figuren in ihrer Zuordnung zu einer der oben angegebenen Gruppen ohne weiteres kenntlich sind. Für die Erörterung des primären Ereignisses beim Translokationsvorgang sind sie freilich bedeutungsvoll; sie werden in diesem Zusammenhang für sich behandelt werden. Ebenso fehlen in der Tabelle die recht selten auftretenden Fragmente; auch diese werden für die Deutung des primären Ereignisses eine Rolle spielen, wobei wir sie gesondert aufführen. Im übrigen sind sie innerhalb der Reihe der Translokationen nicht systematisierbar und bleiben deswegen daraus fort. Im folgenden gehen wir nun an Hand der hierdurch gewonnenen vorläufigen Übersicht in einzelnen Schritten zur Deutung unserer Befunde vor.

### *I. Das primäre Ereignis bei dem Umbauvorgang.*

Nach der Einwirkung von Röntgenstrahlen auf Ruhekerne lassen sich bei unmittelbar darauf folgenden Teilungsvorgängen alle die oben angeführten Chromosomenmutationen wahrnehmen. Doch sieht man natürlich nur das Endresultat und ist für die Beurteilung des Vorganges auf Deutungen angewiesen, die aber hier völlig sichergestellt werden können. Das primäre Ereignis ist ein potentieller Bruch unter den Chromosomen oder Chromatiden und anschließend erfolgt eine Restitution zu ganzen Chromosomen oder Chromatiden. Für diesen zweiten Vorgang, die Restitution, können auch die freien Bruchflächen Nicht-homologer verwendet werden, und in diesem Fall entstehen die Umbauten, durch deren Verhalten in der Meiosis sekundär die abweichende Konjugationsweise zustande kommt. Bei der Übereinstimmung der chromosomalen Aberrationen nach Induktion durch Röntgenstrahlen und durch Chemikalien kann man geneigt sein, auch für die Auslösung durch Chemikalien Chromosomen- oder Chromatidenbruch mit anschließender Restitution der Bruchflächen als primäres Ereignis anzunehmen und den veränderten Konjugationsmodus als davon abhängige Folge. So angesehen wäre das primäre Ereignis ein an einer ganz eng begrenzten Stelle des Chromosoms ablaufendes Geschehen — punktförmig vom Standpunkt der Sichtbarkeit aus — wie das für die im molekularen Bereich ablaufenden Vorgänge bei Röntgeninduktion nicht anders sein kann. Für die Mutationsauslösung durch Chemikalien ist aber auch eine Umkehrung der Geschehensfolge sehr wohl denkbar. Es wäre möglich, daß das primäre Ereignis nicht in Bruch und Restitution bestünde, sondern daß eine veränderte Konjugationsweise der erste Vorgang wäre. Es müßte dann die normale Paarung der Homologen aufgehoben sein und nichthomologe Konjugationen über längere Strecken hinaus vorkommen können. Und gerade angesichts der Tatsache, daß wir es bei den Urethanen mit oberflächenaktiven Substanzen zu tun haben, gewinnt diese Annahme durchaus an Wahrscheinlichkeit. Die Chromosomenumbauten würden dann erst im Gefolge der abweichenden Paarungsvorgänge durch die Chiasmenbildung unter nichthomologen Chromatiden entstehen. Da derartige Chiasmen nur unter den Chromatiden der gepaarten Nichthomologen möglich wären, so müßten alle daraus entstandenen Chromosomenaberrationen allein als chromatidale angesehen werden. Doch ist das nicht die einzige Konsequenz,



die sich aus dieser zweiten Annahme ergibt, sondern auch noch speziellere Einzelheiten in der Interpretation der Figuren müßten gegenüber der ersten Hypothese verändert werden. So ist es also notwendig, zunächst eine Entscheidung darüber herbeizuführen, welche der beiden Annahmen hier als zutreffend angesehen werden muß.

Die Tatsache, daß chromosomale Fragmente faktisch aufgefunden werden (vgl. Abb. 1), zeigt, daß auf die Urethaneinwirkung hin chromosomale Brüche primär entstehen können. Ihre Anzahl ist freilich gering: es sind nicht mehr als 0,9% aller Aberrationen. Doch muß diese geringe Anzahl keineswegs bedeuten,

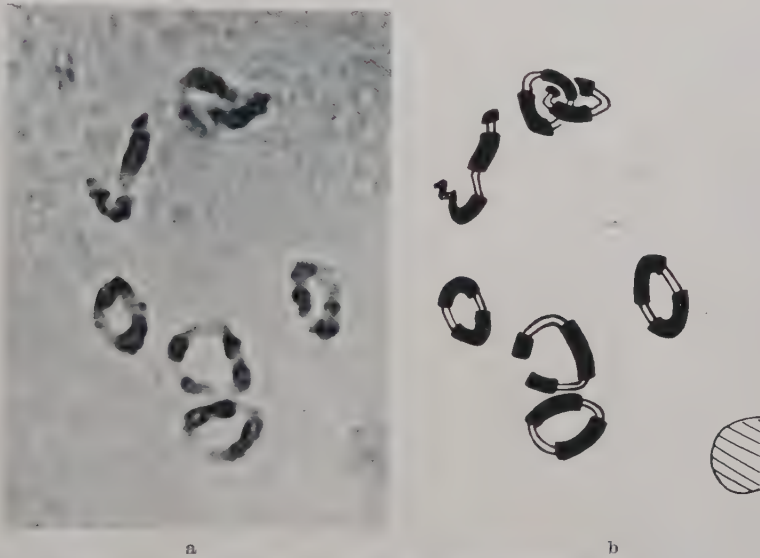


Abb. 1a u. b. *Oenothera Hookeri*, normal 7 Bivalente, 2 Chromosomenbrüche. Behandlung: Äthylurethan m/20 + KCl m/200, 6 Tage, 10°. Vergr. 2000mal. a Mikrophotographie; b Schema.

daß sie auch nur in so geringer Zahl entstehen. Es wäre denkbar, daß die Seltenheit der Fragmente mit einem besonders hohen Restitutionsvermögen bei *Oenothera* zusammenhinge, wodurch sie stets wieder entweder mit dem Ausgangsfragment oder mit irgendeinem anderen verheilen. Dafür, daß diese Vorstellung zutrifft, spricht die Tatsache, daß auch im Gefolge von Röntgenbestrahlungen (OEHLKERS und LINNERT unpubliziert) bei *Oenothera* nur ganz wenige Fragmente erscheinen, während sie in der Pollenmitose von *Bellevalia romana* nach MARQUARDT (1941) in einer Häufigkeit von 52,9%, berechnet nach der Gesamtzahl der Aberrationen, im Anschluß an eine Röntgeneinwirkung von 150 r auf den Ruhekern gefunden wurden. Sind wir mit dieser Konstatierung von chromosomalen Fragmenten nunmehr sicher, daß auch bei Urethaneinwirkung wirklich chromosomale Brüche erscheinen, dann bietet sich damit in der Zurückführung darauf für die Gruppe der vollständig geschlossenen Figuren die einfachste und klarste Interpretationsmöglichkeit. Um diesen Aberrationsmodus aber auch und die übrigen Figuren als sicher annehmen zu können, bedarf es freilich noch des Nachweises, daß nicht etwa nichthomologe Konjugation der Pachytänchromosomen als primäres Ereignis in größerem Maßstabe nebenher noch auftritt.

Folgende Beobachtung spricht dafür: 14,6%<sup>1</sup> aller neu aufgefundenen Translokationsfiguren sehen so aus, als sei nach einem Konjugationsvorgang zwischen nichthomologen Segmenten im Heterochromatin ein interstitielles Chiasma liegengeblieben, so wie es Abb. 2 deutlich zeigt. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß es sich dabei um ein chromatidales Ereignis handelt. Es ist die Frage, ob sich etwas darüber aussagen läßt, was als primär und was als sekundär anzusehen ist. Nun haben MARQUARDT (1937) und JAPHA (1939) eindeutig nachweisen können, daß auch in den heterochromatischen Segmenten der homologen



Abb. 2a u. b. *Oe. flavens. hHookeri*, chromatidale Translokation zwischen dem Viererring und einem Bivalent. Vergr. 2000mal. a Mikrophotographie; b Schema.

Chromosomen bei *Oenothera* zwar eine völlig normale und dichte Konnexkonjugation zustande kommt, daß aber niemals bzw. lediglich in absolut verschwindenden Ausnahmen Chiasmen in diesen Abschnitten gebildet werden. Wenn ein solches Verhalten schon für die homologe Konjugation als nachgewiesen gelten muß, dann ist es berechtigt, mit vollkommener Sicherheit zu schließen, daß bei nichthomologer Konjugation im Heterochromatin unter keinen Umständen ein Chiasma auftreten kann. So ist also anzunehmen, daß in diesen Figuren, die wir in 14,6% finden, chromatidaler Bruch und Restitution das primäre Ereignis ist, und daß weiterhin der Translokationspunkt im Heterochromatin durch keine Terminalisationsvorgänge analog zu Chiasmen verschoben worden ist. Nichthomologe Konjugation im Pachytän ist also in diesen Fällen als primäres Ereignis ausgeschlossen.

Der Prozentsatz von 14,6 sagt aber noch mehr aus. Er fügt sich nämlich glatt in die Parallele ein, die aus Röntgenbefunden zu gewinnen ist. Nimmt man in Analogie dazu an, daß chromatidale und chromosomale Brüche im gleichen Verhältnis über die Chromosomen verteilt sind, so bleibt für die chromatidalen Vor-

<sup>1</sup> Diese Zahl wurde aus einer erneuten Durcharbeitung von 267 Neutranslokationsfiguren gewonnen, unter denen sich 39 der Abb. 2 entsprechende Bilder fanden.

gänge ein Betrag von 50%. Erwägt man weiter, daß die heterochromatischen Segmente weitaus kürzer sind, als die euchromatischen, so wird man bei gleichmäßiger Verteilung der Brüche für die chromatidalen im Heterochromatin auf einen Betrag geführt, der nicht weit von 14,6% entfernt sein kann. So ist also kein Zweifel, daß von hier aus gesehen gar kein Raum für die nichthomologe Konjugation als primäres Ereignis besteht. Wir können also als Resultat des ersten Abschnittes zusammenfassen, daß auch bei Chromosomenmutationen, die durch unser Chemikaliengemisch ausgelöst werden, Bruch und Restitution als primäres Ereignis anzunehmen ist.

## II. Der Modus der Translokationen.

Um unsere Vorstellung vom Zustandekommen der Translokationen als chromosomaler oder chromatidaler Bruch als primärem Ereignis mit nachfolgender Restitution weiter zu festigen, muß man sich fragen, ob es möglich ist, alle in der Tabelle I vorhandenen Diakinesefiguren einer bestimmten Translokationsweise zuzuordnen und sie als lediglich daraus entstanden anzusehen. Dazu bedarf es einer theoretischen Konstruktion aus einem angenommenen Pachytän. Bevor wir aber darauf eingehen, sei noch bemerkt, daß unsere übliche Einteilung nach Translokationsweisen als entweder chromosomale oder chromatidale noch einer Ergänzung bedarf.

Daß chromosomale Translokationen als Chromosomenmutationen unter artifiziiellen Induktionen bei *Oenothera* vorkommen, ist schon allein darum wahrscheinlich, weil solche bei der Artbildung eine Rolle gespielt und sich hier offenbar als Auswechselung ganzer Schenkel oder Chromosomenhälften erhalten haben. Wollen wir aber auf die darin gegebenen Möglichkeiten etwas genauer eingehen, dann ist noch folgendes zu bedenken. Das typische *Oenothera*-Chromosom besteht aus einem heterochromatischen Mittelstück und euchromatischen Enden. Da im Heterochromatin praktisch keine Chiasmen gebildet werden, so muß jede Translokation, die hier liegt, so wirken, als sei der ganze Chromosomenschenkel bis zur Insertionsstelle transloziert. Grundsätzlich anders werden sich diejenigen Translokationen verhalten, die nur ein begrenztes euchromatisches Stück der Chromosomen betreffen. In diesem Fall kann das interstitielle Segment, wie MARQUARDT (1948) an einem besonderen Fall bereits eingehend erörtert hat, durch Chiasmen aktiv werden, so daß damit ein abweichender Paarungsmodus gegeben ist. Dementsprechend haben wir also 2 verschiedene Weisen der chromosomalen Translokationen zu unterscheiden: chromosomale Translokationen, die den ganzen Schenkel betreffen, und chromosomale Translokationen mit einem lediglich kurzen euchromatischen Stück, und erst diesen beiden Gruppen sind die chromatidalen Translokationen als dritte ebenfalls bei *Oenothera* realisierbare Möglichkeit an die Seite zu stellen. Um nun zu einer Entscheidung über die Translokationsmodi zu kommen, ist es notwendig, von angenommenen Pachytänfiguren der Kombinationsgruppen konstruktiv unter Einhaltung dieser 3 Modi die möglichen Diakinesefiguren abzuleiten. Das soll im folgenden geschehen.

Es ist nicht angezeigt, von allen 5 Kombinationsgruppen die Pachytänfiguren auf alle Möglichkeiten durchzuprüfen; die für uns notwendigen Gesetzmäßigkeiten lassen sich vielmehr an 2 typischen Beispielen ableiten und von da aus auf die anderen übertragen. Wir wählen Gruppe II als Typ für diejenigen



Translokationen, die sich innerhalb einer Konfigurationsgruppe abspielen, und Gruppe III als solchen für die Auswechselung, die sich zwischen 2 Kombinationsgruppen ereignet. Die prinzipiellen Ergebnisse unserer Erörterungen über Gruppe II können auf Gruppe I und IV, diejenigen über Gruppe III auf Gruppe V angewendet werden. In diesen beiden Gruppen prüfen wir nun alle 3 Möglichkeiten: chromosomale Translokationen mit ganzem Schenkel, chromosomale Translokationen mit kurzem euchromatischem Stück und chromatidale Translokationen jeweils schematisch durch.

Abb. 3 zeigt das Pachytän von Gruppe II unter der Annahme einer ganzschenkligen chromosomalen Translokation, so daß der Viererring in einen Dreiering und einen Einerring aufgeteilt wird. Im Pachytänschema fallen die Translokationspunkte mit den Insertions-

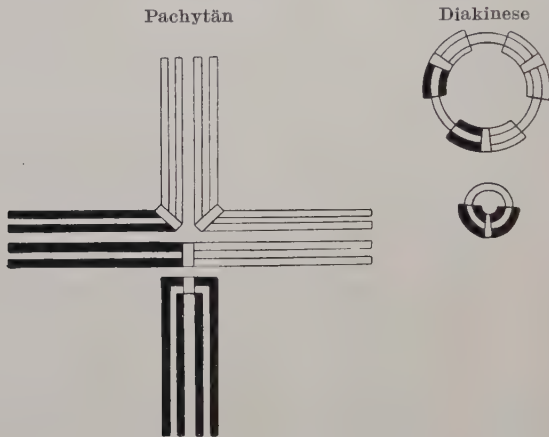


Abb. 3. Schema einer ganzschenkligen Chromosomentranslokation der Gruppe II.

stellen zusammen. Dadurch soll angedeutet werden, daß, falls beide Chromosomenorte tatsächlich nicht genau zusammenfallen sollten, die Translokationspunkte wenigstens doch im Heterochromatin liegen, so daß alle Chiasmen nur in terminalen Segmenten entstehen können. Unter dieser Voraussetzung geht aus der in Abb. 3 gegebenen Pachytänanordnung in allen Fällen bei vollständiger Chiasmenbildung ein Ring von 3 und ein Einerring hervor, wobei es gleichgültig ist, welche Chromatiden daran beteiligt sind. Die gleiche Konstruktion auf Gruppe I angewandt ergibt 2 geschlossene Bivalente (vgl. Tabelle 1), auf Gruppe IV angewandt 2 geschlossene Univalente.

In Abb. 4 ist das Schema für das Pachytän von Gruppe II bei einer chromosomalen Translokation mit kurzem euchromatischem Stück dargestellt. Dabei ergeben sich im Gegensatz zum vorhergehenden 3 Möglichkeiten: Einmal kann man annehmen, daß nichthomologe Schenkelabschnitte ein und desselben Chromosoms ausgewechselt werden (Abb. 4a), zum andern kann ein Schenkelabschnitt eines Chromosoms mit einem solchen eines anderen ausgetauscht werden, das mit dem zweiten Schenkel des 1. Chromosoms homolog ist (Abb. 4b) und als dritte Möglichkeit können 2 Schenkel von verschiedenen Chromosomen ausgetauscht werden, die beide mit demselben dritten Chromosom konjugieren (Abb. 4c). Diese 3 Pachytänfiguren führen zu den 3 Diakinesefiguren, die ebenfalls in Abb. 4 enthalten sind, je nach der Anordnung der Chiasmen. Diese 3 Diakinesefiguren sind entweder ein Ring von 4 Chromosomen, der aber nur dann von der Normalfigur (dem Ausgangsviererring) unterscheidbar ist, wenn Chromatideninterlocking auftritt. Die zweite Diakinesefigur ist ein Ring von 3 und ein Einerring, und die dritte eine Multivalentfigur aus 3 mit einem angeschlossenen Chromosom. Das wesentliche der in Abb. 4 dargestellten Anordnung ist in der Tatsache zu erblicken, daß hier der ursprüngliche und der neu erfolgte Translokationspunkt nicht zusammenfallen, sondern daß sich zwischen beiden interstitielle Segmente befinden, in denen ebenfalls Chiasmen gebildet werden können. Dabei führen Chiasmen in den interstitiellen Segmenten allein zur ununterscheidbaren Normalfigur. Chiasmen in den terminalen Segmenten allein führen bei Abb. 4b zu einem Ring von 3 und einem Einerring, dagegen in Abb. 4a und 4c zur Normalfigur. Chiasmen im interstitiellen und terminalen Segment können überall zur Multivalentfigur aus 3 + 1 führen. Es ist aber auch möglich, daß bei Chiasmen im interstitiellen und den terminalen Segmenten ganz spezielle Anordnungen zwischen bestimmten Chromatiden auch die beiden anderen Diakinesefiguren herbeiführen, niemals aber irgend-

welche neuen. Normalfiguren, die aus dieser Anordnung hervorgegangen sind, können Chromatideninterlocking zeigen. Übertragen wir diese hier gewonnenen Einsichten auf Gruppe I, dann kann daraus 1. ein Ring von 4 (die Normalfigur), 2. zwei geschlossene Bivalente, 3. eine Multivalentfigur aus  $2 + 2$  Chromosomen als Diakinesefiguren entstehen. Auf Gruppe IV übertragen, erhalten wir 1. ein normales Bivalent, 2. zwei geschlossene Univalente, 3. eine Multivalentbindung innerhalb eines Bivalents als Diakinesefiguren.

Weiterhin seien die chromatidalen Translokationen für Gruppe II erörtert. In Abb. 5 ist Bruch und Restitution der Chromatiden als primäres Ereignis im Schema dargestellt. Es lassen sich auch in dieser Gruppe drei verschiedene Pachytänanordnungen finden

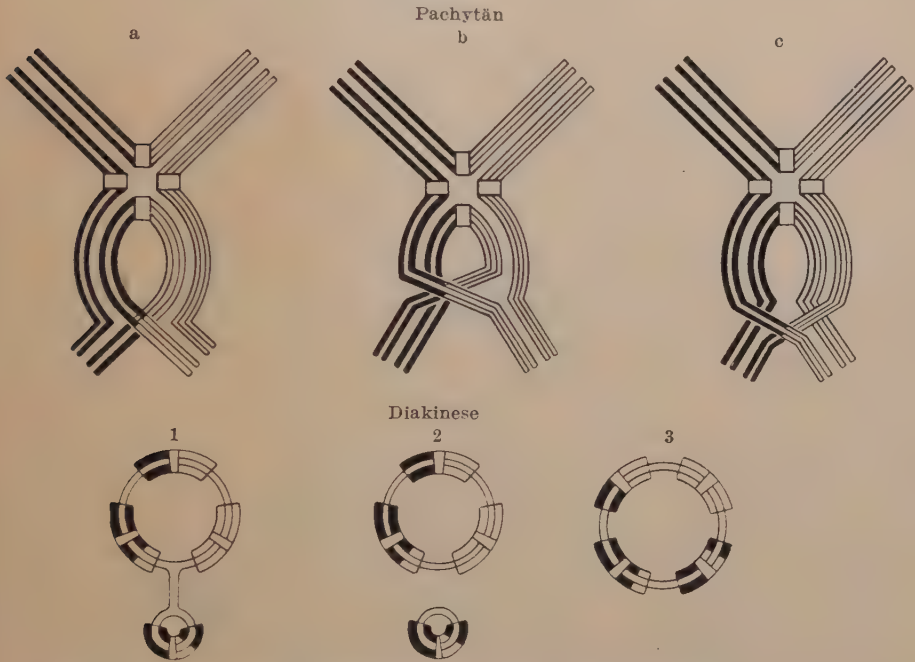


Abb. 4a—c. Schema der Translokation von kurzen Schenkelstücken der Gruppe II.

(Abb. 5a—c), ganz analog den Chromosomentranslokationen mit kurzem Schenkel, nur mit dem Unterschied, daß hier allein Chromatiden in den Umbau einbezogen sind. Dabei ist es nicht von Bedeutung, welche der beiden Chromatiden eines Chromosomenschenkels an dem Translokationsvorgang teilnehmen, weil sie beide durch eine Insertionsstelle zusammengehalten werden und mit dieser zugleich manövrieren. In diesem System können normale Chiasmen in den homolog gepaarten Abschnitten wiederum 3 Gruppen von Diakinesefiguren hervorbringen: 1. eine Multivalentfigur aus  $3 + 1$  Chromosomen, 2. einen Ring von 3 und ein offenes Univalent, und 3. eine offene Kette von 3 und einen geschlossenen Ring von 1 Chromosom. In den beiden letzteren Figuren können nach einer Chromatidtranslokation die Teilfiguren nie gleichzeitig geschlossen sein. Übertragen wir diese Einsicht auf die Gruppen I und IV, so bedeutet das, daß in Gruppe I nach einer chromatidalen Translokation entweder eine Multivalentfigur aus  $2 + 2$  Chromosomen oder ein offenes und ein geschlossenes Bivalent entstehen können (vgl. Tabelle 1). In Gruppe IV kommt entweder ein Bivalent mit einer Multivalentbindung im Inneren oder ein geschlossenes und ein offenes Univalent zustande. Damit sind die Möglichkeiten für neue Diakinesefiguren in der Gruppe II und den angeschlossenen Gruppen I und IV erschöpft.

Wir gehen nun über zur Betrachtung der Gruppe III, worin sich die Verhältnisse bei der Neukombination zweier Konjugationsgruppen, hier Viererring und ein Bivalent, abzeichnen. Bei einer chromosomalen Translokation mit ganzem Schenkel würde das Bivalent in das

ursprüngliche Translokationssystem des Viererringes so einbezogen werden, daß alle Translokationspunkte theoretisch zusammenfallen, praktisch mindestens so liegen, daß keine interstitiellen Chiasmen möglich sind. Infolgedessen bringen wir als Pachytänfigur (vgl. Abb. 6) nur eine sternförmige Anordnung aller Schenkel. Durch Chiasmenbildung in den terminalen Segmenten ist eine einfache geschlossene höhere Verkettung, in diesem Fall ein Ring von 6, zu erwarten (vgl. Abb. 6 und Tabelle 1). Übertragen wir diese Annahmen auf die Gruppe V, wobei 2 Bivalente als neue Kombinationen zusammengestellt werden, so entsteht hier als Diakinesefigur ein neuer Ring von 4, der aber nur dann als Neutranslokation erkennbar ist, wenn er neben einem bereits vorhandenen als zweiter konstatiert werden kann.

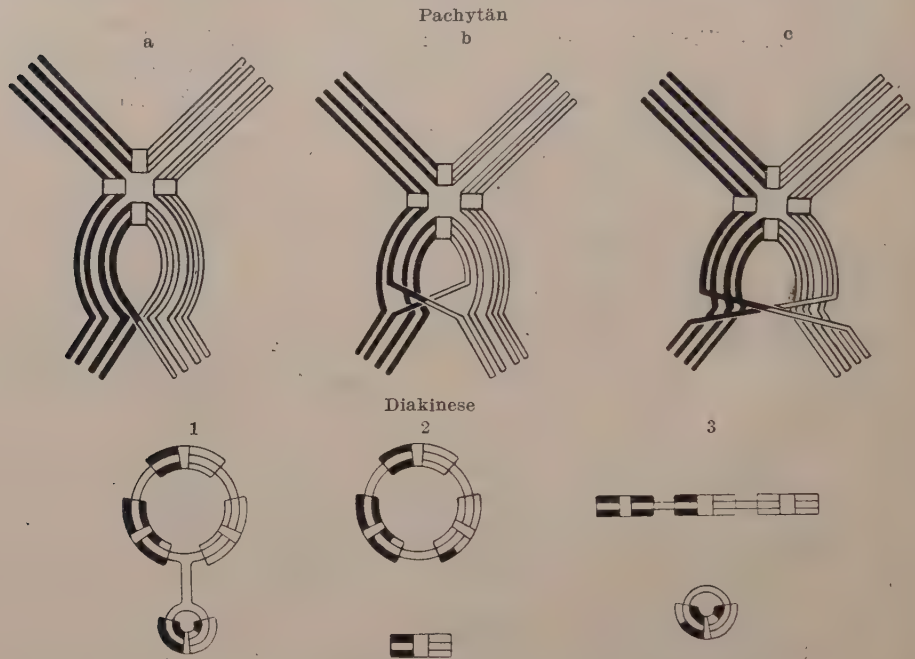


Abb. 5 a-c. Schema der chromatischen Translokation der Gruppe II.

Gehen wir nun zu den chromosomalen Translokationen mit kurzem euchromatischem Stück über, so sind dabei für Gruppe III, wie die Pachytänfigur 7 zeigt, und wie MARQUARDT (1942) bereits abgeleitet hat, 2 interstitielle Segmente vorhanden. Entstehen nun Chiasmen in dieser Figur lediglich in den Endsegmenten, dann erhalten wir als Diakinesefigur ebenfalls einen geschlossenen Ring von 6 Chromosomen. Sind innerhalb der translozierten Schenkel die Chiasmen nur in den interstitiellen Segmenten ausgebildet, dann entsteht eine ununterscheidbare Normalfigur von einem geschlossenen Viererring und einem geschlossenen Bivalent. Treten die Chiasmen in den Endsegmenten und mindestens in einem der interstitiellen Segmente auf, dann entsteht eine Multivalentfigur aus  $4 + 2$  Chromosomen. Andere Diakinesefiguren durch besondere Chiasmenanordnungen sind aus diesem Pachytän nicht zu erwarten. Übertragen wir diese Einsicht auf Gruppe V, dann entsteht bei der Kombination zweier Bivalente unter den analogen Bedingungen entweder ein Ring von 4 oder die Normalfigur von 2 Bivalenten, oder eine Multivalentfigur aus  $2 + 2$  Chromosomen (vgl. Tabelle 1).

Abb. 8 endlich zeigt die Pachytänanordnung bei chromatidaler Translokation in Gruppe III (ebenfalls MARQUARDT 1942). Aus dieser Figur kann bei einer Chiasmenanordnung, sei sie wie sie sei, nur eine Multivalentfigur hervorgehen, die  $4 + 2$  Chromosomen einbezieht. Andere Diakinesefiguren können nicht auftreten. Übertragen wir diese Gesetzmäßigkeiten auf Gruppe V, so finden wir dabei lediglich Multivalentfiguren aus  $2 + 2$  Chromosomen (vgl. Tabelle 1).



Diese eben abgeleiteten Diakinesefiguren treten in der Tabelle I auf, gleichzeitig aber auch noch alle anderen Figuren, die sich aus den vollständig geschlossenen durch den Ausfall der Endchiasmen herleiten lassen. Dabei werden nur diejenigen berücksichtigt, bei denen der Chiasmenausfall eine gewisse Grenze nicht überschreitet: die Figuren müssen

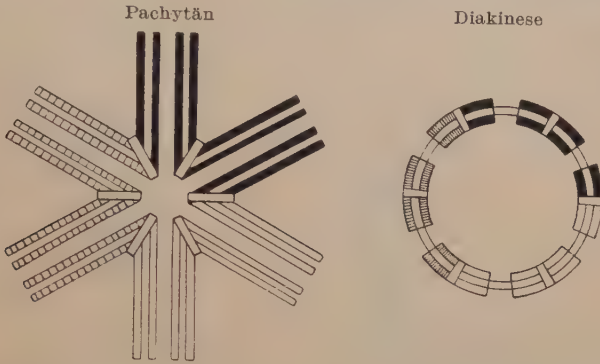


Abb. 6. Schema der ganzschenkeligen Chromosomentranslokation der Gruppe III.

sich noch eindeutig als neue Translokationen zu erkennen geben und auch noch in eine der hier gegebenen Gruppen eingeordnet werden können. Beide Grenzbestimmungen, die nicht immer zusammenfallen, bedürfen noch einiger Erläuterung.

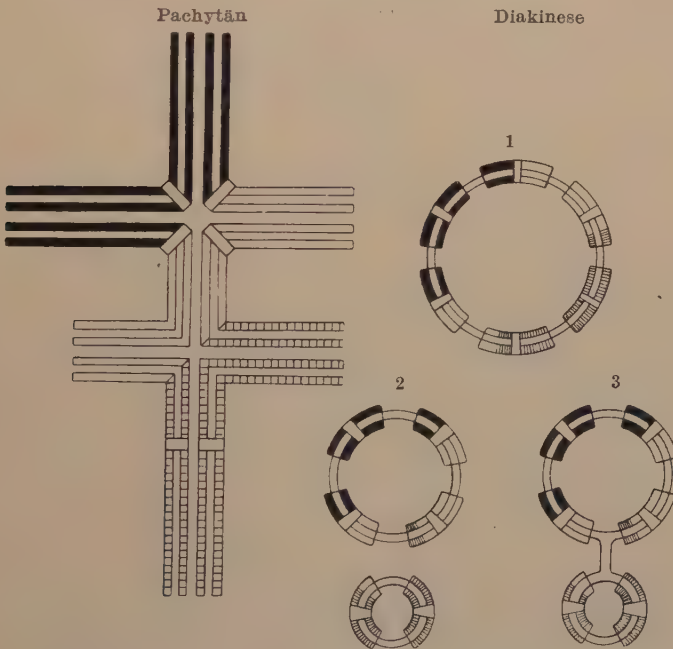


Abb. 7. Schema der Translokation kurzer Chromosomenstücke der Gruppe III.

Betrachten wir zunächst die in der ersten Vertikalreihe von Tabelle I aufgeführten offenen Ketten, so ist z. B. die Neutranslokation aus dem Viererring und einem der 5 Bivalenten zum Ring von 6 Chromosomen (Gruppe III) stets dann noch erkennbar und seiner Gruppe zuzuordnen, wenn lediglich ein Ausfall von einem Endchiasma besteht und an irgend-einer Stelle des Ringes eine offene Kette von 6 Chromosomen hervorruft. Ist ein Ausfall

von 2 solcher Chiasmen vorhanden, dann kommt es bereits auf deren besondere Lage an, wodurch entschieden wird, ob die Restfigur noch erkennbar ist oder nicht. Liegt er so, daß entweder eine Kette von 5 und ein Univalent<sup>1</sup> entsteht, oder 2 Ketten von je 3 Chromosomen, dann ist die Figur noch als Ring von 6 erkennbar. Liegt der doppelte Endchiasmenausfall jedoch so, daß eine Kette von 4 Chromosomen und eine solche von 2 entsteht, dann ist die Figur nicht mehr erkennbar, weil sie genau so gut auch aus der Normalfigur durch Chiasmenausfall entstanden sein könnte. Und ebenso macht jeder weitere Ausfall von Endchiasmen über 2 hinaus und nunmehr völlig unabhängig von seiner Lage die Figur als Neutranslokation unerkennbar.

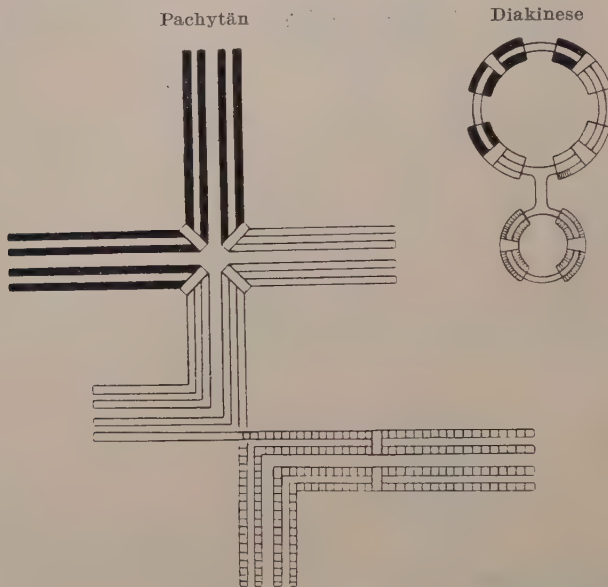


Abb. 8. Schema der Chromatidentranslokation in der Gruppe III.

Ferner sind alle Translokationen der Gruppe V nur dann als solche erkennbar, wenn außer den in der fünften Horizontalreihe der Tabelle 1 eingetragenen neuen Figuren noch ein normaler Viererring oder mindestens — durch Ausfall von Endchiasmen — eine Kette von dreien vorhanden ist. Ganz entsprechende Überlegungen sind auf alle übrigen Figuren angewandt und dadurch die Grenze der Erkennbarkeit abgesteckt worden. Erhebliche Variation besteht vor allem bei den Multivalentfiguren in der vierten Vertikalreihe der Tabelle 1, weil an Stelle aller Chromosomenverbindungen einer Diakinesefigur jeweils eine multivalente Chromosomenbindung liegen kann. Durch die Querstriche in den Enden der Ketten ist bei den Multivalentfiguren in Tabelle 1 angedeutet worden, welche Chromosomen noch durch Endchiasmenausfall als Univalente abgetrennt sein können, damit die betreffende Figur noch als neue Translokation erkennbar bleibt und einer bestimmten Gruppe zugeordnet werden kann.

Schließlich gibt es auch noch Figuren, die zwar eindeutig als neue Translokationen erkennbar sind, trotzdem aber nicht in eine der in Tabelle 1 aufgeführten Gruppen eingeordnet werden können. Findet sich z. B. ein geschlossenes Univalent in Verbindung mit 2 weiteren,

<sup>1</sup> Die Interpretation der Figuren erfolgt in zweifelhaften Fällen so, daß ihr die geringstmögliche Anzahl von Translokationsschritten zugrunde gelegt wird. Eine offene Kette von 5 Chromosomen und 1 Univalent kann auch durch Chiasmenausfall aus einem geschlossenen Ring von 5 Chromosomen und einem Einerring verstanden werden. Eine solche Figur ist auch schon gefunden, wie die Abb. 4 bei OEHLKERS 1943, S. 330 zeigt. Doch ist dieser Fünfering, wie dort abgeleitet wurde, nur durch zwei Translokationsschritte in ein und derselben Zelle verständlich zu machen.

aber offenen Univalenten und einer Kette von 3 Chromosomen, dann zeigt das Vorhandensein eines geschlossenen Univalents mit Sicherheit einen neu abgelaufenen Translokationsschritt an. Die Figur kann jedoch ebensogut der Gruppe II wie der Gruppe IV angehören. Es kann also nicht entschieden werden, zwischen welchen Konfigurationseinheiten der normalen Zelle die Translokation erfolgt ist. Ebenso sind Multivalentfiguren z. B. der Gruppe I, die als solche eindeutig einen neuen Translokationsschritt anzeigen, dann nicht mehr dieser bestimmten Gruppe zuzuordnen, wenn sie nicht vollständig geschlossen sind und neben einem offenen Bivalent auftreten. Sie können dann ebensogut der Gruppe I wie der Gruppe III angehören. Solche Beispiele lassen sich noch vermehren. Dabei steigen die Deutungsschwierigkeiten an, wenn mehr als ein Translokationsschritt je Zelle vorhanden ist. Die Registrierung der Figuren, die nicht einer Gruppe zugeordnet werden können, ist allein für die Frage nach der absoluten Anzahl der Translokationen wesentlich, nicht aber für die in dieser Arbeit behandelte nach der Translokationsweise und dem Translokationsort.

Wir gehen nun zu einer Betrachtung unseres empirischen Materials über, das aus 659 neu aufgefundenen Translokationsfiguren besteht. 583 davon sind eindeutig einer der in Tabelle 1 aufgeführten Gruppen zuzuordnen; 76 sind zwar als Neutranslokationen erkennbar, doch lassen sich wegen des Bindungsausfalles nicht in die Gruppierung einordnen. Für die Betrachtungen dieser Arbeit, die sich unmittelbar an die Gruppeneinordnung anschließt, fallen sie demnach fort. Diese Angaben sind am Schluß von Tabelle 4 zu finden.

Diese neu aufgefundenen 583 eindeutigen Figuren wurden nun weiterhin zunächst ohne besondere Beziehung auf das Material, von welchem sie stammen, auf die vorher abgeleiteten Gruppen verteilt, und die Zahlen dafür sind in Tabelle 2 zusammengefaßt.

Daraus geht nun hervor, daß alle theoretisch konstruierten Figuren empirisch auch wirklich gefunden wurden (bis auf eine sehr seltene), und zum anderen, daß keine Figuren gefunden wurden, die sich nicht in unsere Übersicht einordnen ließen. Diese gute Übereinstimmung zeigt, daß unsere Voraussetzungen über das Zustandekommen der Translokationen zutreffend sein müssen.

Bevor wir der eingangs gestellten Frage nachgehen, wieweit es möglich ist, von den neu aufgefundenen Translokationsfiguren aus etwas über den Modus der Translokationen auszusagen, sei noch auf folgende Übereinstimmung zwischen den theoretisch konstruierten Figuren und den wirklich gefundenen hingewiesen. Die theoretischen Konstruktionen sind alle unter der Voraussetzung eines einfachen Translokationsschrittes angelegt worden, und es zeigt sich nun auch, daß die allermeisten der faktisch beobachteten Translokationsfiguren einfache Translokationsschritte sind. Tatsächlich ist die Summierung mehrerer Vorgänge

Tabelle 2. Die Verteilung der Translokationen auf die Klassen der Tabelle 1. Es bedeutet ein Querstrich —, daß in der betreffenden Spalte keine erkennbare Figur existiert (vgl. Tabelle 1) und 0, daß eine Figur empirisch nicht gefunden wurde.

Gruppe	Offene Ketten	Geschlossene Konfigurationen	Teilweise geschlossene Konfigurationen	Multivalentfiguren	Chromatiden-Interlocking	Summe
I	—	1	10	17	1	29
II	—	8	35	31	0	74
III	110	18	—	75	2	205
IV	—	4	17	19	1	41
V	120	16	—	97	1	234
Summe	230	47	62	239	5	583



in einer Zelle bei der Einwirkung von Urethan sehr selten, und mehr als 3 Translokationsschritte in einer Zelle wurden überhaupt nicht beobachtet. Dieser Befund gibt einen weiteren Hinweis auf das primäre Ereignis der Translokationen: Würde nicht homologes Paaren in größerem Ausmaß als Grundlage angenommen, dann müßten kompliziertere Figuren und Anhäufung von Aberrationen in einer einzelnen Zelle häufiger sein. Bruch und Restitution dagegen sind punktförmige Ereignisse, die zum größten Teil die Normalform wieder herstellen werden, daneben aber auch als Aberrationen zutage treten können. Eine Translokation setzt immer voraus, daß 2 Brüche mit 4 Bruchflächen in unmittelbarer Nachbarschaft entstehen, so daß eine reziproke Verheilung möglich ist.

Wir gehen nun dazu über, uns zu fragen, ob noch genauere Bestimmungen über die Translokationsweise gefunden werden können. Wir hatten oben gesehen, daß sowohl chromosomale wie chromatidale Translokationen vorkommen müssen. Es fragt sich nun, ob wir diesen Ereignissen bestimmte Figuren zuordnen können. Dafür seien nun noch die Vertikalreihen in Tabelle 1 und 2 betrachtet, also die Figurenklassen, die in derselben Form auftreten, unabhängig davon, an welcher Stelle des Genoms. Nun ist nach unseren Überlegungen an Hand der Schemata Abb. 3—8 entscheidbar, durch welchen Translokationsmodus jede Figurengruppe entstanden sein kann: Chromosomentranslokation ganzer Schenkel kann in der Diakinese die Figuren der Spalten 1, 2 und 3 in der Tabelle 1 hervorrufen, Chromosomentranslokation kurzer Stücke die der Spalten 1, 2, 3, 4 und 5. Chromatidtranslokation aber kann die Figuren der Spalten 1, 3, 4, 5 verursachen. Für das Folgende wird allein noch die Unterscheidung von chromosomalen und chromatidalen Translokationen in Betracht gezogen. Es zeigt sich dann, daß die völlig geschlossenen Figuren eindeutig auf chromosomale Translokationen zurückzuführen, alle übrigen aber auf beiderlei Weise erklärbar sind. Diese Überschneidung in der Ausdeutung der Translokationsmodi rührt im wesentlichen von der Möglichkeit von chromosomalen Translokationen mit kurzem Schenkelsstück und den dabei möglichen Chiasmen im interstitiellen Segment her.

Vergleicht man weiterhin, wie sich die Aberrationen zahlenmäßig auf die eben genannten Figurenklassen verteilen, so läßt sich folgendes sagen: die einzige völlig eindeutige Klasse, die der vollständig geschlossenen Figuren, ist, wie Tabelle 2 zeigt, die am wenigsten belegte. Das ist durchaus zu erwarten, denn erstens können an allen anderen Klassen beide Modi beteiligt sein, so daß diese dann auch relativ stärker belegt sein müssen. Außerdem können die vollständig geschlossenen Figuren der 2. Spalte durch Bindungsausfall in solche der Spalte 1 und 3 zerfallen. So ist also deutlich, daß die vorgefundenen Zahlenverhältnisse innerhalb der oben definierten Klassen ebenfalls eine gleichmäßige Beteiligung chromosomaler *und* chromatidaler Translokationen möglich erscheinen lassen.

Als Resultat dieses Abschnittes kann demnach zusammengefaßt werden: 1. Alle unsere Aberrations-Figuren lassen sich als chromosomale Translokationen ganzer Schenkel oder kurzer Chromosomenstücke und als chromatidale Translokationen interpretieren. 2. Das Vorliegen nichthomologer Paarung als Grundlage des Vorganges ist unwahrscheinlich. 3. Das Auftreten vollständig geschlossener Paarungsfiguren (Spalte 2 der Tabelle 1) ist lediglich als Chromosomentranslokation erklärbar, nicht aber als chromatidale Translokation und auf gar keinen Fall unter Voraussetzung der Paarung nichthomologer Chromo-

somenteile mit nachfolgender Chiasmenbildung. 4. Das Zahlenverhältnis, in welchem die 5 Aberrationstypen der Tabelle 1 auftreten, widerspricht nicht der Annahme einer gleichmäßigen Beteiligung von chromosomalen und chromatidalen Translokationen.

### III. Die Häufigkeit und Verteilung der Translokationen über die Genome.

Wir haben weiter die Frage zu erörtern, wie die neu aufgefundenen Translokationsschritte über beide Genome verteilt sind. Dazu bedarf es über die bisherige Konstruktion hinaus noch der Berechnung einer Erwartungsgrundlage. Angesichts der in den ersten beiden Abschnitten konstatierten Tatsache, daß sowohl chromosomale wie chromatidale Translokationen vorhanden sind, müssen wir die Berechnung für beide Möglichkeiten durchführen; wir werden sehen, daß die daraus gewonnenen Erwartungen zahlenmäßig voneinander differieren.

Wie wir im zweiten Abschnitt ausführten, lassen sich 5 verschiedene Gruppen für die Kombination der Aberrationen finden (I—V, vgl. Tabelle 1). Wir müssen uns nun darüber orientieren, wie groß die Zahl der an diesen Kombinationen beteiligten Einzelelemente ist. Da in den Viererringen unserer *Oenothera*-Genome die Chromosomen nicht durchgängig homolog, also nicht vollkommen miteinander vertauschbar sind, müssen hier die Chromosomenhälften zur Berechnung herangezogen werden. Da ja aber bei *Oenothera* in der Artbildung der ganzen Gattung Translokationen eine besondere Rolle spielen, so werden die Chromosomen hier ohnehin nach ihren Hälften bezeichnet. Es ist also zweckmäßig, auch die 5 Bivalente in derselben Größenordnung mit einzubeziehen und ebenso zu behandeln. Dementsprechend rechnen wir also mit den möglichen Translokationen unter Chromosomenhälften und beginnen mit den chromosomalen. Daraus folgt, daß, bei  $n = 14$ , an kombinierbaren Elementen 28 vorhanden sind, war aus sich  $\binom{28}{2} = 378$  Kombinationsmöglichkeiten ergeben. Bei den chromatidalen Translokationen sind die Schwesterchromatiden miteinander vertauschbar. Infolgedessen braucht man bei deren Berechnung nicht die doppelte Anzahl von Elementen einzubeziehen. So ergibt sich bei chromatidalen Translokationen die gleiche Anzahl von  $\binom{28}{2}$  Möglichkeiten, nicht aber von  $\binom{56}{2}$ .

Wir überlegen nun weiterhin, wie häufig unter den 378 Möglichkeiten für Umkombinationen die einzelnen daran beteiligten Kombinationsgruppen (I—V) aufgefunden werden müssen, sofern wir annehmen, daß jedem Austausch die gleiche Wahrscheinlichkeit des Eintretens zukommt oder anders ausgedrückt, daß die Verteilung der Austauschvorgänge dem Zufall nach erfolgt. Dabei wird sogleich deutlich, daß sich für die chromosomalen Translokationen mit ganzem Schenkel und für die chromatidalen verschiedene Zahlenverhältnisse finden. Die chromosomalen Translokationen mit kurzem euchromatischen Stück gehören der einen oder der anderen der beiden Klassen an, je nachdem, wo Chiasmen liegen. Demnach haben wir 2 getrennte Zahlenverhältnisse als Erwartungsgrundlage zu berechnen: diejenigen für chromosomale Translokationen mit ganzem Schenkel und diejenigen für chromatidale Translokationen.

Wir wenden uns also zunächst den chromosomalen Translokationen zu: Chiasmenausfall bleibt hier bei der Bezeichnung der neu entstandenen Figuren unberücksichtigt. Beginnen

wir mit dem Viererring, der ja in jedem Genompaar vorhanden ist. Seine 8 Chromosomenenden ergeben allein  $\binom{8}{2} = 28$  Möglichkeiten für eine Neukombination. Dabei finden wir im einzelnen, daß (Gruppe I) 2 neue Bivalente 4mal entstehen können, und zwar dann, wenn die vertauschten Schenkel aus 2 Chromosomen desselben Genoms stammen. Nehmen wir den Viererring  $\frac{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}{1' \cdot 4' \cdot 2' \cdot 3'}$  als Beispiel, dann bezeichnen wir zweckmäßigerweise gleich die endenbezeichnenden Zahlen beider Genomanteile verschieden: denjenigen von *Hookeri* mit 1 2 3 4, diejenigen von *flavens* mit 1' 4' 2' 3'. Es entstehen nun Bivalente darin bei dem Austausch des Chromosomenendes 1 und 3 und des Endes 2 und 4. Entsprechend ist es mit dem anderen Genomanteil; hier wird ebenso ein Austausch der Enden 4 und 2 sowie 3 und 1' ebenfalls zu Bivalenten führen. Im ersten Fall erhalten wir die Bivalente  $\frac{1 \cdot 4}{1' \cdot 4'}$  und  $\frac{2 \cdot 3}{2' \cdot 3'}$ , also solche von der chromosomalen Konstitution des *flavens*-Homozygoten, dessen Genom in einer Translokation von dem der *Oe. Hookeri* abweicht, und im zweiten Fall die Bivalente  $\frac{1 \cdot 2}{1' \cdot 2'}$  und  $\frac{3 \cdot 4}{3' \cdot 4'}$ , d. h. solche von der chromosomalen Konstitution des *Hookeri*-Homozygoten. Werden die beiden Schenkel ein und desselben Chromosoms vertauscht, also 1 gegen 2, 3 gegen 4, 1' gegen 4' und 2 gegen 3', dann bleibt die Diakinesekonfiguration unverändert ein Viererring. Bei Austausch von 1 gegen 4 entsteht ein neuer Viererring von der Konstitution  $\frac{4 \cdot 2}{1' \cdot 4'} \frac{3 \cdot 1}{2' \cdot 3'}$ . Das Entsprechende geschieht beim Austausch von 2 gegen 3, 1' gegen 2' und 4' gegen 3'. Wir gehen nun zum Austausch zweier Chromosomenschenkel aus 2 verschiedenen Genomanteilen über. Es kann sich nun bei dem Austausch von 1 mit 4 die Neukombination  $\frac{4' \cdot 2}{1' \cdot 1} \frac{3 \cdot 4}{2' \cdot 3'}$  ergeben. Als Diakinesefigur entsteht daraus ein Ring von 3 und ein Einerring, also die Figur, die als Gruppe II bezeichnet wurde. Dieselbe entsteht bei Austausch von 1 gegen 2, 2 gegen 1', 2 gegen 3, 3 gegen 4, 3 gegen 2, 4 gegen 1 und 4 gegen 3', zusammen also 8mal. Ein Austausch von 1 gegen 1', 2 gegen 2, 3 gegen 3 und 4 gegen 4' hätte zwar einen genetischen Erfolg; zytologisch bleibt aber als Diakinesefigur ein Viererring bestehen, der 4mal zu erwarten ist. Vertauscht man das Ende 1 mit 3', so entsteht als neue Genomkombination  $\frac{3' \cdot 2}{1' \cdot 4'} \frac{3 \cdot 4'}{2' \cdot 1}$ . Diakinesefigur ist wieder ein Viererring. Das Entsprechende ergibt sich bei dem Austausch von 2 gegen 4', 3 gegen 1', 4 gegen 2'. Zusammen also 4mal. Überblicken wir das Ganze, so wird im Viererring unter den 28 Möglichkeiten des Austausches 16mal ein von der Ausgangskonfiguration zytologisch nicht unterscheidbarer Viererring entstehen müssen. Viermal entstehen 2 Bivalente, 8mal ein Ring von 3 und ein Einerring.

Die nun folgenden Kombinationsmöglichkeiten sind einfacher und schneller zu übersehen. So muß jede Neukombination eines der 8 Chromosomenenden des Viererringes gegen eines der 20 Enden aus den 5 Bivalenten zu einem Ring von 6 (Gruppe III) führen, wofür 160 Möglichkeiten offenstehen. Ein Austausch unter den Chromosomenenden ein und desselben Bivalentes kann ebenso wie bei dem Viererring verschiedene Figuren hervorbringen. Ein Austausch unter den Schenkeln eines Chromosoms führt zu keiner Veränderung, ebenso wenig wie ein Austausch von homologen Schenkeln. Beides kann unter den 5 Bivalenten je 10mal auftreten, zusammen haben wir also hier 20 unveränderte Figuren zu erwarten. Bei Austausch von nichthomologen Chromosomenenden eines Bivalentes, also z. B. bei  $\frac{5 \cdot 6}{5' \cdot 6'}$  kann 5 gegen 6' oder 5' gegen 6 vertauscht werden. Im ersten Fall entsteht  $\frac{6' \cdot 6}{5' \cdot 5}$ , im zweiten Fall  $\frac{5 \cdot 5'}{6 \cdot 6'}$ , d. h. als Diakinesefigur jeweils 2 Einerringe (Gruppe IV). Innerhalb aller 5 Bivalente führen also 10 Möglichkeiten des Austausches zu Einerringen. Endlich können noch die 4 Chromosomenenden eines Bivalentes mit jedem der 16 Enden der 4 übrigen Bivalente vertauscht werden. Es müssen als 160 Möglichkeiten für Neuentstehung von Viererringen neben dem schon vorhandenen offenstehen (Gruppe V).



Wir hatten oben abgeleitet, daß die Gesamtzahl der Möglichkeiten für Neukombinationen bei den chromatidalen Translokationen die gleiche ist wie bei den chromosomalen. Die Zahl der feststellbaren Neukombinationen indessen ist größer auf Kosten der unerkennbaren. Es sind hier sogar alle Neukombinationen erkennbar, sofern sie mit normaler Chiasmabildung kombiniert sind. Allerdings ist der Austausch zwischen den homologen Schenkeln 1 und 1 usw. als normaler Chiasmavorgang anzusehen; er kann also nicht als Aberration gezählt werden. So fallen von den 378 Möglichkeiten bei den chromatidalen Translokationen usw. 14 als unerkennbare oder normale heraus. Folgende Erwartungszahlen lassen sich auffinden. Bei den Translokationen im Viererring ergeben sich 2 Möglichkeiten; entweder geht in der Diakinesefigur die neue Bindung so durch den Ring hindurch, daß auf beiden Seiten sich  $2 + 2$  Chromosomen befinden (I), eine Figur, die 8mal zu erwarten ist, oder  $3 + 1$  Chromosomen (II); diese Figur wird 16mal erwartet. Bei der Kombination zwischen Ring und Bivalenten gibt es bei vollständiger Chiasmenbildung nur eine Möglichkeit, nämlich einen geschlossenen Viererring mit einem angeschlossenen Bivalent (III); diese Anordnung ist 16mal zu erwarten; sie kann durch Chiasmenausfall verändert werden (vgl. Tabelle 1). Erfolgt eine Translokation innerhalb eines Bivalents, so können die beiden nichthomologen Schenkel ein und desselben Chromosoms untereinander oder mit einem nichthomologen Schenkel des zweiten Chromosoms kombiniert werden. Dann entstehen im Bivalent 4 Endchiasmen, von denen 2 homologe und 2 nichthomologe Enden miteinander verbinden, ein Fall, der (IV) 20mal zu erwarten ist. Wiederum 10 dieser Fälle bleiben als normale Chiasmen unerkennbar. Endlich können durch Chromatidtranslokation 2 Bivalente miteinander verknüpft werden, eine Kombination, die 160mal zu erwarten ist (V). In Tabelle 3 findet sich Übersicht und Zahlenverhältnisse.

Schon oben war erwähnt worden, daß im ganzen in den verschiedenen Versuchen 659 Translokationen gefunden wurden, von denen 583 in eine der 5 Klassen eingeordnet werden konnten. Die übrigen 76 sind zwar als Translokationen erkennbar, durch Bindungsausfall jedoch soweit verändert, daß man sie nicht einordnen kann. Meistens wird je Zelle eine Translokation gefunden, zuweilen auch mehr, maximal bis zu 3 erkennbare. Diese einzelnen Translokationen werden dann jede für sich behandelt. Für die 583 definierbaren Translokationen sind

Tabelle 3. Erwartungswerte für die Verteilung der erkennbaren Neutranslokationen über die beiden Genome.

Gruppe	Chromosomen-translokationen		Chromatid-translokationen	
	Anzahl	%	Anzahl	%
I	4	1,17	8	2,20
II	8	2,34	16	4,39
III	160	46,78	160	43,96
IV	10	2,93	20	5,49
V	160	46,78	160	43,96
Unerkennbare Translokationen	(36)		(14)	
Summe	378		378	

die Erwartungswerte nach den beiden oben abgeleiteten Grundlagen für chromosomale und chromatidale Translokationen berechnet worden. Wenn die empirischen und theoretischen Zahlen übereinstimmen, so würde das anzeigen, daß die Verteilung der Translokationen über die beiden Genome nach dem Zufall erfolgt. Die Werte für die einzelnen Objekte sind in Tabelle 4 zusammengefaßt.

Tabelle 4. Die Verteilung der Translokationen über die Genome.

Bastard	Gruppe I	Gruppe II	Gruppe III	Gruppe IV	Gruppe V	Undefinierbar	Summe der definierbaren	Gesamtsumme
<i>Oe. suaveolens</i> × <i>Hookeri</i> . . . .	20	37	97	27	116	40	297	337
<i>Oe. Hookeri</i> × <i>suaveolens</i> . . . .	8	18	26	4	38	11	94	105
<i>Oe. suaveolens</i> × <i>strigosa</i> . . . .	1	16	55	7	47	15	126	141
<i>Oe. chicaginensis</i> × <i>Hookeri</i> . . .	0	3	27	3	33	10	66	76
Summe der gefundenen . . . . .	29	74	205	41	234	76	583	659
Erwartet als chromosomale Translokationen	6,82	13,64	272,73	17,08	272,73			
Erwartet als chromatidale Translokationen	12,82	25,63	256,28	32,00	256,28		p < 0,01	

Was zunächst die Anordnung der Tabelle 4 anlangt, so haben wir die gefundenen Werte für die einzelnen in den Versuchen behandelten Bastarde für sich aufgeführt, um damit zu zeigen, daß sich irgendwie auffällige Unterschiede unter diesen nicht finden lassen. Irgendeine Wirkung von bestimmten Genen ist also zum mindesten bei den hier bestehenden genotypischen Differenzen nicht vorhanden. Bezüglich der Reaktion der beiden reziprok verschiedenen Bastarde *Oe. (suaveolens* × *Hookeri)* *flavens* · *<sup>h</sup>Hookeri* und *Oe. (Hookeri* × *suaveolens)* *<sup>h</sup>Hookeri* · *flavens* ist zu sagen, daß sich zwar quantitative Unterschiede in der Zahl der Translokationen finden, wie in einer späteren Arbeit noch genauer erörtert werden wird, nicht aber solche in der Art und Verteilung der Translokationen. So ist es also möglich, die Befunde an allen Bastarden gemeinsam zu diskutieren, und darum werden die Erwartungswerte in der Tabelle 4 auch nur für die Gesamtzahl berechnet und eingetragen.

Als erstes Resultat kann zunächst festgestellt werden, daß größenordnungsmäßig durchaus eine grobe Übereinstimmung zwischen Erwartung und Befund vorhanden ist, wobei die Erwartung für chromosomale und chromatidale Translokationen nur wenig differiert. Das bedeutet, daß die Grundlage der Verteilung von Translokationen über die Genome eine zufallsmäßige ist und nicht etwa Aberrationen, welche die Viererringe betreffen, besonders bevorzugt sind.

Geht man jedoch im einzelnen der Übereinstimmung von Erwartung und Befund mit dem  $\chi^2$ -Test nach, dann zeigt sich, daß eine gesicherte Abweichung von der Erwartung zu konstatieren ist, und zwar gleichermaßen, ob man diejenige für chromosomale oder für chromatidale Translokationen der Berechnung zugrunde legt (FISHER 1938). Diese Abweichung zeigt, daß die Klassen I, II und IV gefördert, III und V dagegen gehemmt sind. Das gibt Anlaß zu folgender Überlegung. Die Klassen I, II und IV enthalten diejenigen Figuren, bei denen innerhalb einer Konjugationsgruppe ein Stückaustausch erfolgt ist. Die Klassen III und V dagegen beziehen sich auf solche, bei denen die Translokation zwischen 2 verschiedenen Konjugationsgruppen zustande gekommen ist. Wenn sich nun also ergibt, daß in den Gruppen I, II und IV eine Förderung vorhanden ist und in den anderen ein Verlust, dann ist das nur so zu verstehen, daß die räumliche Nähe der Elemente im Verlauf der Konjugation den Anlaß für diese Förderung herbeiführt, womit sich das letzte der aus dieser Untersuchung erkennbaren Resultate abzeichnet.



Um dieses Resultat verstehen zu können, müssen wir kurz auf die vorhergehenden zurückblicken. Als erstes hatten wir konstatieren können, daß als sozusagen mechanische Grundlage des Vorganges die Einzelprozesse: Bruch und Restitution, angenommen werden müssen. Überlegen wir nun, welcher der beiden Vorgänge von der räumlichen Nähe zweier miteinander reagierenden Elemente beeinflußt werden kann, dann ist das einzig und allein ein Restitutionsvorgang. Dementsprechend läßt sich das oben angegebene Resultat am einfachsten so verstehen, daß man annimmt, die Brüche seien gleichmäßig dem Zufall nach über die Genome verteilt. Die Kombination heterogener Elemente durch Verheilen zweier Bruchflächen werde jedoch von deren räumlicher Zuordnung im Kern bestimmt. Dementsprechend werden Bruchflächen von Chromosomen, die durch den normalen Paarungsvorgang der Meiosis einander genähert sind, bevorzugt untereinander zu reziproken Translokationen führen. Die schon früher angeführte auffällige Seltenheit von Fragmenten bei *Oenothera* bedeutet in diesem Zusammenhang, daß das Restitutionsvermögen ungewöhnlich hoch ist. Es ist weiterhin anzunehmen, daß ähnlich wie bei den Aberrationen im Gefolge von Röntgenstrahlen die Zahl der potentiellen Brüche, die sich zum Ausgangszustand rückrestituieren, eine weitaus größere sein muß als die Zahl der sichtbaren Chromosomenumbauten anzeigt.

Mit diesen Vorstellungen stimmt durchaus überein, daß M. VOGT (1948) bei *Drosophila* eine Verteilung der aberranten Genmutationen dem Zufall nach über das X-Chromosom fand und MARQUARDT (unpubliziert) bei *Paconia* eine ebensolche Verteilung der Aberrationen über die Chromosomen der Genome. So sind die Parallelen zwischen Chemikalieneinwirkung und Röntgenveränderungen nicht mehr zu übersehen. Man wird nunmehr eine gemeinsame Interpretation beider Phänomene suchen müssen. DARLINGTON und KOLLER (1947) haben die Chromosomenaberrationen nach Senfgaseinwirkung bei *Allium cepa* und *Tradescantia bracteata* untersucht. Danach sind die Aberrationen in der Mitose auf Bruch und Restitution zurückzuführen. Die Meiosis dagegen ist ungleich viel schwerer geschädigt als in unseren Experimenten. Eine genaue Auseinandersetzung mit den Befunden der beiden Autoren soll erst dann erfolgen, wenn unsere Untersuchungen über die Einwirkung des Urethans auf die Mitose abgeschlossen sind.

#### *Zusammenfassung.*

1. Bei Einwirkung von Äthylurethan und Kaliumchlorid auf die Meiosis verschiedener *Oenothera*-bastarde muß als Grundlage für die konstatierbaren chromosomalen Aberrationen in der Meiosis Bruch und Restitution von Chromosomen und Chromatiden angenommen werden.

2. Es läßt sich zeigen, daß 3 mögliche Aberrationsmodi die im wesentlichen bei *Oenothera* allein konstatierbaren Translokationen bedingen. Chromosomale Translokationen mit ganzem Schenkel, chromosomale Translokationen mit kurzem euchromatischem Stück und chromatidale Translokationen. Sie scheinen in ungefähr gleichem Verhältnis an den Umbauten beteiligt zu sein.

3. Die Translokationen sind dem Zufall nach über die Genome verteilt, wobei stets dort eine Förderung in der Anzahl auftritt, wo die Kombinationselemente räumlich genähert sind.



4. Auf die Übereinstimmung dieser Befunde mit denjenigen nach Röntgenaberrationen wird verwiesen und auf die Notwendigkeit einer gemeinsamen Interpretation abgehoben.

#### Literatur.

AUERBACH and ROBSON: Production of mutations by Allyl-Isothiocyanate. *Nature* (Brit.) **154** (1944). — Chemical production of mutations. *Nature* (Brit.) **157** (1946). — *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, sect. B. **62**, III (1947). — DARLINGTON, C. D., and P. C. KOLLER: *Heredity* **1**, 187 (1947). — DEMEREC, M.: *Nature* (Brit.) **159**, 604 (1947). — FISHER, R. A.: *Statistical methods for research workers*. London 1938. — JAPHA, B.: Die Meiosis von *Oenothera* II. *Z. Bot.* **34** (1939). — MARQUARDT, H.: Die Meiosis von *Oenothera* I. *Z. Zellforsch.* usw. **27** (1937). — Die Röntgenpathologie der Mitose III. *Z. Bot.* **36** (1940/41). — Über Bau und Auswirkung der spontanen Translokationen. *Flora* (Jena) **135** (1942). — Das Verhalten röntgeninduzierter Viererringe mit großen interstitiellen Segmenten bei *Oenothera Hookeri*. *Z. Vererbungslehre* (im Druck). — OEHLKERS, F.: Die Auslösung von Chromosomenmutationen in der Meiosis durch Einwirkung von Chemikalien. *Z. Vererbungslehre* **81** (1943). — Weitere Versuche zur Mutationsauslösung durch Chemikalien. *Biol. Zbl.* **65** (1946). — OEHLKERS, F., u. MARQUARDT: Die Auslösung von Chromosomen-Veränderungen durch Injektion wirksamer Substanzen in die Knospen von *Paeonia tenuifolia*. (Im Druck.) — VOGT, M.: Mutationsauslösung bei *Drosophila* durch Äthylurethan. *Experientia* **4**, 68 (1948).

Prof. Dr. FRIEDRICH OEHLKERS und Dr. GERTRUD LINNERT,  
Botanisches Institut, Freiburg i. Br., Schänzlestr. 9.



## Band 83

## Inhalt.

## 1. Heft

## Seite

RENNER, OTTO, Die 15-chromosomigen Mutanten der <i>Oenothera Lamarckiana</i> und ihrer Verwandten. Mit 9 Textabbildungen . . . . .	1
HARTE, CORNELIA, Differenzen in der Keimungsgeschwindigkeit zwischen genetisch verschiedenen Pflanzen in Bastardnachkommenschaften . . . . .	26
MICHAELIS, PETER, Über Abänderungen des plasmatischen Erbgutes. Mit 21 Textabbildungen . . . . .	36
BENL, GERHARD, Über ein pleiotropes, labiles Gen bei <i>Petunia nyctaginiflora</i> . Mit 4 Textabbildungen . . . . .	86
BOGEN, HANS J., Permeabilitäts-Untersuchungen an polyploiden Zellen. Mit 1 Textabbildung . . . . .	93
GRABER, HANS, Genetische, entwicklungsphysiologische und morphogenetische Untersuchungen an der Mutante „ <i>spermatheca</i> “ ( <i>spt</i> ) von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 14 Textabbildungen . . . . .	106
OEHLKERS, FRIEDRICH, und GERTRUD LINNERT, Neue Versuche über die Wirkungsweise von Chemikalien bei der Auslösung von Chromosomenmutationen. Mit 8 Textabbildungen . . . . .	136

## Aufnahmebedingungen.

Der Inhalt der Arbeit soll dem Gebiet der allgemeinen oder speziellen Genetik, der Cytogenetik, den biophysikalischen Grundlagen der Genetik oder der experimentellen Evolutionsforschung angehören. Arbeiten aus den angewandten Gebieten der Tier- und Pflanzenzüchtung oder der Humangenetik werden nur aufgenommen, wenn die Ergebnisse auch für die Grundlagenforschung wichtig sind.

Die eingereichten Manuskripte müssen völlig druckfertig sein. Der Verlag übernimmt Korrekturkosten nur bis zur Höhe von 10% der Satzkosten. Die Manuskripte sind so kurz und übersichtlich wie möglich zu fassen. Außer der deutschen Sprache kann auch eine der anderen drei Kongreßsprachen verwendet werden.

Die für Petitsatz vorgesehenen Manuskripte sind am Rande mit einem senkrechten Strich und Hinzufügung des Buchstabens p zu kennzeichnen.

Autorennamen sind im Manuskript mit großen Buchstaben zu schreiben oder doppelt zu unterstreichen.

Lateinische Tier- und Pflanzennamen, Gensymbole und mathematische Formeln sollen *kursiv* gedruckt werden und sind im Manuskript gewellt zu unterstreichen, ebenso weitere Hervorhebungen im laufenden Text.

Literaturhinweise sind im Text durch den Namen des Autors mit der Jahreszahl der Veröffentlichung, z. B. Sax 1947, anzuführen; am Schluß der Arbeit ist ein nach Autorennamen alphabetisch geordnetes Literaturverzeichnis zu geben, welches Titel der Arbeit, Titel der Zeitschrift, Bandzahl, Seitenzahl und Jahreszahl enthält; z. B.: Sax, K.: Temperature effects on X-ray induced chromosome aberrations. *Genetics* 32, 75 (1947).

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, zu bevorzugen sind durch Strichätzung reproduzierbare Figuren. Diagramme sind als Bleistiftzeichnungen einzureichen. Abbildungsbeschriftungen sind ebenfalls nur mit Bleistift anzugeben. Die Abbildungen sind getrennt vom Text auf besonderem Bogen einzureichen. Die Abbildungsunterschriften gehören dagegen zum Text und sind dem Manuskript beizugeben.



# Körperbau und Charakter

Untersuchungen zum Konstitutionsproblem und zur Lehre  
von den Temperamenten

Von

**Dr. Ernst Kretschmer**

ord. Professor für Psychiatrie und Neurologie in Tübingen

Neunzehnte, verbesserte und vermehrte Auflage

Mit 61 Abbildungen. XIII, 319 Seiten. 1948

Halbleinen DMark 14.70

## Inhaltsübersicht.

**Der Körperbau.** Methodisches. — Die Körperbautypen. — Gesichts- und Schädelbau. — Körperoberfläche. — Die dysplastischen Spezialtypen. — Vegetative und endokrine Funktionen. — Konstitutionsaufbau.

**Die Temperamente.** Charakterologische Familienforschung. — Die zykliden Temperamente. — Die schizoiden Temperamente, allgemeiner Teil. — Die schizoiden Temperamente, spezieller Teil. — Die zykliden und schizoiden Durchschnittsmenschen. — Die viskosen Temperamente der Athletiker. — Experimentelle Typenpsychologie. — Konstitution und Leistung. — Konstitution und Verbrechen. — Die Genialen. — Theorie der Temperamente.

# Geniale Menschen

Von

**Dr. Ernst Kretschmer**

ord. Professor für Psychiatrie und Neurologie in Tübingen

Mit einer Porträtsammlung

Vierte Auflage. 16.—20. Tausend. V, 217 Seiten. 1948

Halbleinen DMark 18.60

## Inhaltsverzeichnis.

**Gesetze.** Das Dämonische. — Trieb und Geist. — Die geprägte Form der Persönlichkeit. — Die Züchtung der Begabung. — Genie und Rasse.

**Bilder.** Die seelische Periodik. Der Lebenskünstler. — Geschlecht und Pubertät. Die Lebenskurven. — Der Forscher. — Held und Herrenmensch. — Inspiration und Verehrung. — Der Prophet.

**Porträtsammlung.** Vorbemerkung. — Porträts. — Quellen zur Porträtsammlung. — Namenverzeichnis. — Verzeichnis der Bilder.

SPRINGER-VERLAG  
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG